Revue suisse de Zoologie 107 (1): 165-211; mars 2000

Über die Lauterzeugung der Welse (Siluroidei, Ostariophysi, Teleostei) und ihren Zusammenhang mit der Phylogenie und der Schreckreaktion *

Andreas HEYD & Wolfgang PFEIFFER
Zoologisches Institut, Universität Tübingen,
Auf der Morgenstelle 28,
D-72076 Tübingen, Germany.

Sound production in catfish (Siluroidei, Ostariophysi, Teleostei) and its relationship to phylogeny and fright reaction. - Sound production by pectoral stridulation, and sound production by swim-bladder mechanisms were studied in 19 species of catfish from 8 families. Stridulation sounds were recorded in air by means of a microphone and a tape recorder while holding one of the pectoral spines; swim-bladder sounds were recorded under water. All sounds were investigated by sonographic analysis of the records. In addition, three species (*Arius seemani*, *Pimelodella gracilis*, *Pimelodus pictus*) were studied anatomically in order to determine whether or not they have a swim-bladder mechanism.
Sound production by stridulation was observed when the enlarged pectoral fin spines were moved in both directions (spread and attracted) in *Mystus gulio*, *M. vittatus* (Bagridae), *Synodontis ocellifer*, *S. schoutedeni* (Mochokidae), *Agamyxis flavopictus* (Doradidae), and *Dysichthys coracoideus* (Aspredinidae). In contrast, the following species produced sounds only when they spread their pectorals: *Arius seemani* (Ariidae), *Pimelodella (= Brachyrhamdia) meesi* (Pimelodidae), *Dianema urostriata* (Callichthyidae), *Peckoltia pulcher*, and *Glyptoperichthys gibbiceps* (Loricariidae). In the other Loricariidae studied sound production was absent.
In addition to the pectoral stridulation mechanism, *Arius seemani* possesses a modified swim-bladder mechanism, called the "Springfederapparat" (Müller, 1842) or „elastic spring apparatus". Thin elastic bones, derived from the transverse processes of the first few vertebrae, function in sound production. Specialized sonic muscles on the upper surface of this „elastic spring" cause the vibration of the swim-bladder. The elastic bones function as antagonists of the muscular contraction. They return the fibres of the sonic muscles after each contraction. The sonic activity of *A. seemani* with its swim-bladder mechanism showed a daily rhythm. The choruses were most vigorous in the early morning. The sounds emitted consisted of short

* In memoriam Prof. Dr. Karl von Frisch

Manuskript angenommen am 9.11.1999

pulses at irregular intervals with a fundamental frequency near 170 ± 30 Hz. This frequency was equivalent to the vibration frequency of the sonic muscles.

In *Pimelodus pictus* (Pimelodidae) the protractor muscle (functioning as a vibration generator) is directly connected to the swim-bladder (serving as a resonance body). This system generates drumming sounds. In *Pimelodella gracilis* a swim-bladder mechanism could not be found.

We detected a new method of sound production in *Hemibagrus nemurus* (Bagridae). It is able to squeak or to scream by pressing out air from its gill slits.

The frequent occurence of a stridulatory mechanism by means of the pectoral spines in at least 13 out of 33 families of catfish indicates that those species which lack a stridulatory mechanism may have subsequently lost it during evolution. In contrast, swim-bladder mechanisms are supposed to have developed independently several times, since they are differently structured. The existence of two very different sonic mechanisms, a stridulatory as well as a swim-bladder mechanism, in the same species (for example *Arius seemani* and *Pimelodus pictus*) indicates that the sounds may have a different biological significance. The frequencies of the nonharmonic sounds by stridulation (described as chirps, clicks, croaks, grunts, knocks, scrapes, scratches, squeaks, rasps, thumps and so on) range from 100 - 8000 Hz, mostly 1000 - 4000 Hz. Their main acoustic energy is found at frequencies above the hearing range of most fish, except the Ostariophysi. In addition, all predaceous fishing mammals and birds are able to hear these frequencies. Thus, these sounds may serve as an important means of warning and defence, especially since they are mostly produced when the catfish is captured and pulled out of the water. The noise may function in the same way as that produced by threatened rattle snakes. In a similar manner to these poisonous snakes, the stridulating catfish are defensive. The pectoral spines and the dorsal spine are erected simultaneously in order to protect the fish. Since pectoral and dorsal spines have locking mechanisms, predators can swallow these catfish only with great difficulty. Whereas stridulatory mechanisms exist in many solitary species, swim-bladder mechanisms are numerous in social catfish and are supposed to serve intraspecific communication.

In all species of the mostly solitary and night active catfish that have been studied with respect to their sound production, the fright reaction elicited by the alarm substance from the epidermis of conspecifics is either little developed (Mochokidae, Pimelodidae) or absent (Aspredinidae, Loricariidae). On the other hand, no stridulatory mechanism has been detected in some pelagic, schooling species of catfish possessing a distinct, well-developed fright reaction and being active in daylight (*Eutropiellus vandeweyeri* - Schilbeidae, *Kryptopterus bicirrhis* - Siluridae). However, since only a few species of catfish have been studied, conclusions concerning a connection between the existence of the chemically elicited fright reaction

on the one hand and sound production by sonic mechanisms on the other should only be drawn with caution.

Key-words: fish - catfish - sound production - stridulation - swim-bladder mechanisms (Trommelmechanismen) - „elastic spring apparatus" (Springfederapparat) - fright reaction (Schreckreaktion) - alarm substance (Schreckstoff).

EINLEITUNG

Die Welse (Siluroidei) umfassen mit etwa 2500 rezenten Species in 33 Familien (Teugels, 1996) mehr als ein Drittel aller Ostariophysen (Sagemehl, 1885) und ungefähr 10% der Teleostei (Eigenmann & Eigenmann, 1890; Regan, 1911; Berg, 1958; Greenwood *et al.*, 1966; Roberts, 1973; Gosline, 1975; Novacek & Marshall, 1976; Briggs, 1979; Fink & Fink, 1981, 1996; Lauder & Liem, 1983; Lundberg & McDade, 1986; Nelson, 1994). Mehr als 90% der Welsarten sind solitäre, in Bodennähe lebende, nachtaktive, räuberische Süßwasserfische. Viele Callichthyidae, Pangasiidae, Schilbeidae und manche Siluridae sind tagaktiv, schwarmbildend und Kleintier- oder Pflanzenfresser. Die Loricariidae ernähren sich vorwiegend von Pflanzen und Detritus. Einige Ariidae, Aspredinidae und Plotosidae leben im Meer oder Brackwasser (Franke, 1985). Die Plotosidae zeigen im Juvenilstadium ein besonders stark ausgeprägtes Schwarmverhalten (Burgess, 1989). Als Ostariophysi *sensu stricto* (Otophysi *sensu* Rosen & Greenwood, 1970) haben alle Welse einen Weberschen Apparat (Weber, 1820; Wright, 1884; Bridge & Haddon, 1889, 1893, 1894; Sörensen, 1895; Chranilov, 1929; Alexander, 1964, 1965; Chardon, 1968). Er verbindet die Schwimmblase mit dem Innenohr und dient der Steigerung der Hörschärfe (von Frisch & Stetter, 1932). In vielen Welsfamilien gibt es Species, die in ihrer Epidermis Schreckstoffzellen führen (Pfeiffer, 1960, 1970, 1977). Beim Schreckstoff (von Frisch, 1938), der diesen Zellen entstammt (Pfeiffer, 1960; Smith, 1973), handelt es sich um ein Pheromon (Karlson & Lüscher, 1959), das bei Freisetzung durch Hautverletzung eine gesteigerte Aufmerksamkeit und eine Fluchtreaktion der Artgenossen auslöst. Dieses Verhalten wurde von Karl von Frisch (1938, 1941a, b) an der Elritze (*Phoxinus phoxinus*, Cyprinidae) entdeckt und als Schreckreaktion bezeichnet. Während die Schreckreaktion ein Merkmal aller Ostariophysi *sensu lato*, d.h. Gonorynchiformes (= Anotophysi, Rosen & Greenwood, 1970) plus Otophysi, ist (Pfeiffer, 1967), tritt der Webersche Apparat nur bei den Otophysi auf und ist somit das phylogenetisch jüngere Merkmal. Bei einigen Species oder Familien mit besonderer Lebensweise wurde die Fähigkeit zur Schreckreaktion sekundär teilweise oder vollständig rückgebildet (Pfeiffer, 1963a). So fehlt den Serrasalminae und Mylinae nur die Fähigkeit zur Schreckreaktion (im ZNS), obwohl sie in ihrer Epidermis Schreckstoffzellen (histologisch sichtbar) und damit Schreckstoff (im Verhaltensexperiment nachgewiesen) führen (Pfeiffer, 1962a, 1963a; Markl, 1968). Die Gymnotoidei und die Welsfamilien Aspredinidae und Loricariidae haben dagegen im Laufe ihrer Stammesgeschichte auch die Schreckstoffzellen und damit den Schreckstoff rückgebildet (Pfeiffer 1963a). Wie die meisten Knochenfische (Tele-

ostei) besitzen fast alle Welse (mit Ausnahme der Aspredinidae) Mauthner-Axone in ihrem ZNS und damit eine Mauthner-Reaktion, mit der auch ihre Schreckreaktion beginnt (Pfeiffer *et al.*, 1986; Göhner & Pfeiffer, 1996).

Etwas Besonderes innerhalb der Ostariophysi ist die Fähigkeit zahlreicher Welsarten, auf unterschiedliche Weise Laute zu erzeugen. Bei mindestens 8 Familien kommen Trommelmechanismen vor, und noch häufiger treten Stridulationsapparate auf. Innerhalb mehrerer Familien gibt es sogar beide Mechanismen nebeneinander. Ein Trommelmuskelapparat oder Springfederapparat ist bekannt von den Ariidae, Auchenipteridae, Bagridae, Doradidae, Malapteruridae, Mochokidae, Pangasiidae und Pimelodidae (Müller, 1842, 1857; Sörensen, 1884, 1895; Tavolga, 1962; Abu-Gideiri & Nasr, 1973; Kastberger, 1977, 1978; Kratochvil *et al.*, 1980; Schachner & Schaller, 1982; Ladich & Fine, 1994). Die Schwimmblase verstärkt als Resonanzraum die Vibration der mit ihr direkt oder indirekt verbundenen Trommelmuskeln.

Bei der Stridulation werden durch Gegeneinanderreiben von Knochenelementen knarrende Geräusche erzeugt. Am weitesten verbreitet ist die Stridulation mit den Brustflossen. Sie ist nachgewiesen für die Ariidae, Aspredinidae, Auchenipteridae, Bagridae, Callichthyidae, Doradidae, Heteropneustidae, Ictaluridae, Loricariidae, Mochokidae, Pangasiidae und Pimelodidae. Die Laute entstehen durch Bewegung des massiven Kopfes des ersten Brustflossenstrahls (Stachel), der einen Knochenkamm mit Querrillen und Höckern trägt und in eine gebogene Kerbe (Gelenkpfanne) im Cleithrum (Teil des Schultergürtels) eingepaßt ist. Wird dieser Knochenkamm gegen den Boden der Gelenkpfanne gepreßt und gleichzeitig bewegt, entstehen knarrende Geräusche (Geoffroy Saint-Hilaire, 1829; Dufossé, 1874; Haddon, 1881; Sörensen, 1884; Villwock, 1960; Winn, 1964; Pfeiffer & Eisenberg, 1965; Agrawal & Sharma, 1965; Gainer, 1967; Abu-Gideiri & Nasr, 1973; Brousseau, 1976; Kastberger, 1977, 1978; Kratochvil *et al.*, 1980; Kratochvil & Völlenkle, 1981; Schachner & Schaller, 1982; Fine *et al.*, 1996, 1997; Kaatz, 1999). Als Besonderheit ist von einigen Sisoridae die dorsale Stridulation (wie von Geoffroy Saint-Hilaire, 1829 an *Synodontis schall* irrtümlich vermutet) bekannt. Hierbei reibt eine feilenförmige Struktur an der Rückenflossenbasis durch Vor- und Rückwärtsbewegung gegen die gerippte Oberfläche der verwachsenen Neuratfortsätze des Wirbelkomplexes (Haddon, 1881; Mahajan, 1963; Alexander, 1965).

Bei allen Fischen mit besonderen lauterzeugenden Organen handelt es sich um Knochenfische (Osteichthyes), meist Teleostei. Bereits Aristoteles erwähnt sechs lauterzeugende Fischarten (Aristoteles, auch zitiert bei Cuvier & Valenciennes, 1840, Müller, 1857 und Sörensen, 1884, 1895). Es handelt sich dabei um Species aus dem Mittelmeer. Geoffroy Saint-Hilaire (1829) beschrieb als erster die Lauterzeugung durch Stridulation eines Welses, nämlich *Synodontis schall* (Bloch & Schneider, 1801) aus dem Nil (Daget *et al.*, 1986). Seine richtige Aussage wurde von Cuvier & Valenciennes (1840) ohne eigene Beobachtung abgestritten, doch von Johannes Müller (1857) bestätigt. Erst knapp 100 Jahre nach Geoffroy Saint- Hilaire (1829) hat Karl von Frisch (1923) mit der von ihm in die Sinnesphysiologie und Verhaltensforschung eingeführten genialen Dressurmethode das Hörvermögen für Fische nachgewiesen, und zwar am nordamerikanischen Zwergwels *Ameiurus nebulosus*, "der

kommt, wenn man ihm pfeift" (wofür der geblendete Fisch mit Futter belohnt wurde). Im Gegensatz zu den experimentellen Untersuchungen über Hörvermögen und Lauterzeugung gehen die ersten anatomischen Befunde und Beobachtungen an den lauterzeugenden Organen von Welsen weit mehr als 100 Jahre zurück (Müller, 1842; Agassiz, 1852; Reissner, 1859; Dufossé, 1874; Haddon, 1881; Wright, 1884; Sörensen, 1884, 1895, 1898; Bridge & Haddon, 1889, 1893, 1894).

Eine Tierart bedarf, um zu überleben, des Schutzes ihrer Individuen vor dem Gefressenwerden durch Beutegreifer. Ein Schutz vor räuberischen Überfällen kann gegeben sein durch die Warnung der Artgenossen, beispielsweise durch ein Alarmpheromon wie den Schreckstoff, und ist besonders bei wehrlosen, tagaktiven und schwarmbildenden Fischen zu erwarten. Im Gegensatz zu den meisten Species der Cyprinidae und Characiformes ist es gewöhnlich schwierig, die Schreckreaktion für die Siluroidei nachzuweisen (Pfeiffer, 1960, 1963a, 1967). Schutz (1956) erzielte an *Ameiurus nebulosus* acht und an *Corydoras paleatus* zwei positive Ergebnisse, ohne sie als Schreckreaktion zu deuten, trotz seines Hinweises, daß diese Welse als Jungfische in Gruppen leben. Pfeiffer (1960) bestätigte die von Schutz (1956) an *Ameiurus* und *Corydoras* erhobenen positiven Befunde und wies die Schreckreaktion der Welse erstmalig an dem schwarmbildenden, tagaktiven Glaswels *Kryptopterus bicirrhis* (Siluridae) nach. Seitdem wurde die Schreckreaktion dieser und weiterer Species (*Pangasius sutchi* - Pangasiidae, *Eutropiellus vandeweyeri* - Schilbeidae und dem marinen *Plotosus lineatus* - Plotosidae) videotechnisch analysiert (Pfeiffer *et al.* 1986, Heyd & Pfeiffer, in Vorbereitung). Positive Ergebnisse liegen ferner für Angehörige der Mochokidae und Pimelodidae vor (Pfeiffer, 1963a).

Eine völlig andere Möglichkeit des Schutzes ist die Abschreckung des Angreifers, beispielsweise akustisch durch Stridulationslaute oder Knarren. Sie ist hauptsächlich bei solitären, wehrhaften Species zu erwarten, wie den stacheltragenden, meist nachtaktiven Welsen. Es war daher naheliegend zu prüfen, ob bei Welsen ein Zusammenhang zwischen Lauterzeugung und Schreckreaktion besteht, wie von Pfeiffer & Eisenberg (1965) vermutet. Trotz zahlreicher Sammelreferate über die Schreckreaktion einerseits (Pfeiffer, 1962b, 1963b, 1966, 1974, 1977, 1982; Smith, 1977, 1982, 1986, 1992; Solomon, 1977; Liley, 1982; Stabell, 1996) und die Lauterzeugung andererseits (Harden-Jones & Marshall, 1953; Tavolga, 1960, 1971a, 1977; Schneider, 1961, 1967; Winn, 1964; Popper & Fay, 1973, 1993; Fine *et al.*, 1977; Hawkins & Myrberg, 1983; Bass, 1989; Schellart & Wubbels, 1998; Tyack, 1998) wurde dieser Frage bisher keine Aufmerksamkeit geschenkt. Da sich die bisherigen Untersuchungen auf nur wenige Arten und Familien beschränken, haben wir weitere Species bezüglich ihrer Fähigkeit zur Lauterzeugung und deren Mechanismen studiert.

MATERIAL UND METHODEN

Bezüglich ihrer Lauterzeugung wurden 19 Species aus 8 Familien der Welse untersucht (Tabelle 1). Die Fische wurden als Jungtiere vom Großhandel bezogen; alle waren Wildfänge, ausgenommen *Corydoras paleatus*. Sie wurden in 200L-

Aquarien in Leitungswasser bei 24 - 26 °C Wassertemperatur gehältert (LD 12:12). Die Fütterung erfolgte je nach Species 1-2 mal täglich mit Flockenfutter, Futtertabletten, roten Mückenlarven (Frostfutter) und Rinderherz.

Lauterzeugung durch Stridulation:

Die Versuche begannen nach 6 Wochen Quarantänezeit und fanden in einem ruhigen Raum statt. Die Welse wurden nach einer Eingewöhnungszeit von etwa einer Stunde aus einem kleinen Transportaquarium gefischt, an einer Brustflosse und am Körper gefaßt und in 5-10 cm Abstand vor ein Mikrophon (Uher M 517) gehalten. Die bei Bewegung der freien Brustflosse erzeugten Laute wurden mit einem Tonbandgerät (Uher report stereo) bei 19 cm/sec Bandgeschwindigkeit aufgezeichnet. Die einzelnen Fische wurden am selben Tag höchstens zweimal aus dem Aquarium genommen, wobei eine mindestens halbstündige Pause eingehalten wurde. Wenn ein Wels keine Laute erzeugte, wurde er später zu unterschiedlichen Tageszeiten, auch am Abend, wieder geprüft.

Mittels eines Sonagraphen wurden von den Tonbandaufnahmen Sonagramme erstellt (Sonagraph Typ 6061, Papier Type B/65 Sonagram, Kay Elemetrics Corp., Pine Brook, NJ, USA), wobei die Registrierdauer 1,2 Sekunden im Frequenzbereich 160-16000 Hz betrug. Durch Darstellung der Intensitätsverteilung konnte eine Frequenzanalyse der Laute durchgeführt werden. Die Tonbandaufnahmen wurden möglichst vollständig in Sonagramme übersetzt, aus denen die Längen der Laute und der Intervalle (Pausen zwischen den Lauten) bestimmt und in Millisekunden (ms) umgerechnet wurden. Die Meßwerte für jedes Individuum und für die Summe aller Angehörigen derselben Species wurden statistisch bearbeitet. Dabei wurde innerhalb derselben Art nicht zwischen Ab- und Adduktionslauten unterschieden. Ferner konnte durch Abspielen der Tonbänder mit reduzierter Geschwindigkeit die Anzahl der registrierten Laute bestimmt werden. Der Quotient aus Lautanzahl und zugehöriger Aufnahmedauer ergibt ein relatives Maß für die Aktivität (den Erregungsgrad) des Versuchsfisches.

Lauterzeugung durch Schwimmblasenmechanismen:

Zur Lautaufnahme wurden die folgenden Geräte eingesetzt: Panasonic NV-FS 200 (SVHS-Videorecorder mit Long-Play-Aufnahmemöglichkeit); Videocassetten: Sony VHS E-240; Dyn. Mikrophon Vivanco- DM 22 (Frequenzbereich 60-12000 Hz, Impedanz 600 Ohm, Nierencharakteristik). Für die Unterwasseraufnahmen war dem Mikrophon ein Gefrierbeutel übergestülpt und wasserdicht abgeklebt. Dadurch wurden die eingegebenen Frequenzen weder an Luft noch unter Wasser beeinflußt, wie der folgende Versuch gezeigt hat: mit einem Frequenzgeber (SINE/SQUAR Oscillator Li Interlab SQ 10 mit einem 50 Ohm/0,2 Watt Lautsprecher) wurden definierte Töne erzeugt und über das Mikrophon unverpackt oder verpackt registriert. Diese Aufnahmen wurden mit einem Frequenzzähler bzw. Frequenzanalyse-PC-Programm (SONA-PC, B. Waldmann, Zoologisches Institut der Universität Tübingen) analysiert. Die Frequenz war stabil, das Mikrophon zeigte eine Richtcharakteristik. Mit

zunehmender Entfernung vom Mikrophonkopf sank die Intensität der Töne, abhängig von der jeweiligen Frequenz. Die Versuche wurden unter den folgenden Bedingungen durchgeführt: Aquariengröße 80x50x50 cm, Wassertemperatur 27-28°C, Lichtphase 7-19 Uhr (Leuchtstoffröhre); Fütterung 1x täglich am Vormittag. Die Fische wurden jeweils eine Woche eingewöhnt.

Versuch A: Zur Bestimmung der Tag-Nacht-Lautaktivität wurde im Abstand von drei Wochen an zwei verschiedenen Gruppen aus je 4 Exemplaren von *Arius seemani* (Gesamtlänge 205-240 mm) die Lautaktivität drei Tage (72 Stunden) lang ohne Unterbrechung auf Videoband registriert. Der Aquarienraum wurde nur zum Programmieren des Recorders, Wechseln der Cassetten und zur Fütterung betreten, um die Welse so selten wie möglich zu beunruhigen. Zur Bestimmung der Lautaktivität wurden die Bandaufnahmen abgehört, wobei von jeder Stunde drei 5-Minuten-Abschnitte ausgewählt und jeweils die Laute gezählt wurden. Aus diesen an den drei Aufnahmetagen immer zur selben Stunde ermittelten Werten ($n = 9$) wurde der Median berechnet (= mittlere Lautaktivität in 5 Minuten). Dieser wurde mit 12 multipliziert und dient als geschätztes Maß für die Lautaktivität während der betreffenden Stunde.

Versuch B: Nach Abschluß der beiden Langzeitversuche wurden nachmittags drei Welse aus der zweiten Gruppe entnommen und die Laute des im Aquarium verbliebenen Individuums sofort nach dieser Störung bzw. nach einer Beruhigungsphase von 15 Minuten registriert. Von diesen Aufnahmen wurden jeweils 20 Laute mit dem Sona-PC-Programm in bezug auf Frequenzanteile (Fourier-Analyse) sowie Laut- und Intervalldauer ausgewertet.

Für die vergleichend-morphologischen Untersuchungen dienten je 3 *Arius seemani* (215-260 mm Gesamtlänge), *Pimelodus pictus* (105-110 mm) und *Pimelodella gracilis* (110-125 mm). Von jeder Species wurden nach Tötung mit MS 222 (Sigma Chemical Co.) ein Exemplar frisch präpariert und zwei in Formalin (1:10 verdünnt) fixiert. Alle Fische wurden ventral geöffnet und geprüft auf den Besitz eines Fensters in der Muskulatur jeder Körperseite ("the lateral cutaneous areas": Bridge & Haddon, 1893; Alexander, 1964, 1965, 1966). Ferner wurden Lage, Größe und Form ihrer Schwimmblase notiert. Schließlich wurde nach einem Trommelmuskelapparat gesucht. Während der Präparation wurde mit einer ZEISS-Aufsetzkamera M 35 am ZEISS-Standardbinokular fotographiert (Filmmaterial: Agfa HDC 100/21, Fujichrome 50/18, Kodak 100/21).

ERGEBNISSE

Stridulation

Alle Species reagierten auf Berührung mit Zappeln, Schwanzschlagen, Aufrichten der Rückenflosse sowie mit Abspreizen und Arretieren oder Bewegungen der Brustflossen. Bei letzterem erzeugten 13 der 18 untersuchten Species Stridulationslaute (Tab. 1, 2). Am lautesten waren die beiden *Synodontis*-Species, *Agamyxis* und *Glyptoperichthys*, während *Peckoltia* besonders leise stridulierte. Die Angehörigen derselben Art waren unterschiedlich erregt: die einen begannen schon beim Herausfischen zu stridulieren, die anderen erst beim Anfassen, einige blieben auch bei

TABELLE 1

Familienzugehörigkeit der 19 untersuchten Welsarten, in Tab. 2 und Abb. 6-9 verwendete Abkürzungen (Abk.), Anzahl der auf Stridulation geprüften Exemplare (N) und deren Gesamtlänge.
* es könnte sich um *Peckoltia vittata* (Steindachner, 1882) handeln.
** Syn. *Pimelodella meesi*. *** nur auf Trommelmechanismen untersucht.

Familie / Species	Abk.	N	Länge (mm)
Ariidae			
Arius seemani Günther, 1864	As	12	60-85
Aspredinidae			
Dysichthys coracoidens Cope, 1874	Dc	5	80-100
Bagridae			
Hemibagrus nemurus (Valenciennes, 1839)		4	110-122
Mystus gulio (Hamilton, 1822)	Mg	4	63-67
Mystus vittatus (Bloch, 1794)	Mv	3	55-62
Callichthyidae			
Corydoras paleatus (Jenyns, 1842)		13	40-50
Dianema urostriata De Miranda-Ribeiro, 1912	Du	5	40-55
Doradidae			
Agamyxis flavopictus (Steindachner, 1908)	Af	3	53-65
Loricariidae			
Ancistrus cf. *dolichopterus* Kner, 1854		3	55-70
Glyptoperichthys gibbiceps (Kner, 1854)	Gg	3	100-120
Panaque nigrolineatus (Peters, 1877)		2	55-60
Parancistrus aurantiacus (Castelnau, 1855)		1	80
Peckoltia pulcher (Steindachner, 1915) *	Pp	3	73-90
Pseudacanthicus spinosus (Castelnau, 1855)		3	70-95
Mochokidae			
Synodontis ocellifer Boulenger, 1900	So	3	105-130
Synodontis schontedeni David, 1936	Ss	3	80-100
Pimelodidae			
Brachyrhamdia meesi Sands & Black, 1985**	Bm	1	70
Pimelodella gracilis *** (Cuvier & Valenciennes, 1840)		-	-
Pimelodus pictus Steindachner, 1876		4	75-90

wiederholtem Fangen ruhig. Eine hohe Stridulationsaktivität zeigten die beiden *Mystus*- und *Synodontis*-Arten sowie *Agamyxis flavopictus* und *Peckoltia pulcher* (Tab. 2). Der Erregungsgrad aller untersuchten Individuen lag im Durchschnitt zwischen 0,9 und 2,5 Lauten pro Sekunde. Nur bei 5 Species stridulierten alle Individuen; von 66 stridulierfähigen Individuen aller Species blieben 24 (36%) auch bei wiederholten Störungen stumm (Tab. 2). Stridulation im Wasser trat nur selten auf. Einmal lärmte ein *Agamyxis* im Aquarium, als er mit zwei Artgenossen in die Quere kam. Ein *Pimelodus* stridulierte im Becherglas, mit dem er aus dem Aquarium genommen worden war. *Dysichthys* beantwortete das Anfassen im Wasser mit Körpervibrationen.

TABELLE 2

Ergebnisse der Untersuchungen zur Stridulation (Abkürzungen der Speciesnamen vgl. Tabelle 1). Nur stridulierende Species sind hier aufgelistet.
S: Stridulationsweise (Ab = Abduktion, Ad = Adduktion).
n (N): Anzahl n der stridulierenden Individuen von allen geprüften Exemplaren (N) einer Species; E: Erregungsgrad (Anzahl Laute / sec., Mittelwerte ± Standardabweichung); L: Lautdauer (Medianwerte) in ms; P: Intervalldauer (Medianwerte) in ms; F: Frequenzschwerpunkte der Laute in kHz.

Species	S	n (N)	E	L	P	F
As	Ab	6 (12)	1.1 ± 0.5	30.2	77.4	1-3; 4-5; 10-11
Bm	Ab	1 (1)	0.9	52.8	75.5	2-4; 6-8
Du	Ab	3 (5)	1.0 ± 0.6	41.5	71.7	0.5-2; 3-4
Gg	Ab	3 (3)	1.1 ± 0.7	77.55	230.2	1.5-2.5; 4-5
Pp	Ab	3 (3)	1.6 ± 0.6	67.9	130.2	4-6; 9-12
Af	Ab+Ad	3 (3)	1.4 ± 0.4	101.9	56.6	2-3; 5-6
Dc	Ab+Ad	4 (5)	1.1 ± 0.6	83.95	41.5	0.5-2
Mg	Ab+Ad	3 (4)	1.4 ± 1.2	45.3	34	3-4; 7-8
Mv	Ab+Ad	3 (3)	1.4 ± 0.4	34.9	34	3-5; 8-10
So	Ab+Ad	2 (3)	1.3 ± 1.6	61.35	15.1	1-2; 3.5-4.5
Ss	Ab+Ad	2 (3)	2.5 ± 1.3	49.1	23.55	0.5-2

Die Stridulationslaute entstanden je nach Species auf unterschiedliche Weise. Während *Arius*, *Brachyrhamdia*, *Dianema*, *Glyptoperichthys* und *Peckoltia nur* bei Abduktion (Abspreizen) der Brustflosse Laute erzeugten, geschah dies bei *Agamyxis*, *Dysichthys*, den *Mystus*- und den *Synodontis*-Arten bei Abduktion *und* Adduktion (Heranziehen) der Brustflosse (Tab. 2). Lauterzeugung *nur* bei Adduktion wurde nie beobachtet. Die Geräusche bestehen aus Serien einzelner Laute, welche wiederum aus Einzelknacks aufgebaut sind, die bei kürzeren Lauten dichter aufeinander folgen als bei längeren. Diese Einzelknacks sind bei Arten mit Abduktionslauten ziemlich gleichmäßig angeordnet und die Laute einer Serie ähnlich gestaltet (Abb. 1, 2). Teilweise können anhand der Sonagramme die Abduktionslaute von den Adduktionslauten an ihrer unterschiedlichen Dauer bzw. der Dichte der Einzelknacks unterschieden werden (Abb. 3, 4, 5). Die Laute zeigen keinen harmonischen Aufbau, sondern eine breite Frequenzverteilung. Die Bereiche größter Energie sind in den Sonagrammen an den stark geschwärzten Stellen (Banden) erkennbar (Abb. 1-5). Oft treten zwei oder drei Banden auf, wobei die niedrigste Frequenz den Hauptbereich darstellt. Die Hauptfrequenzanteile liegen bei 500 - 6000 Hz (Tab. 2).

Aufgrund individueller Unterschiede (Abb. 6) ergeben sich in der Zusammenfassung für jede Species teilweise große Schwankungen der Laut- und noch mehr der Pausenlängen (Abb. 7). Kurze Laute im Bereich bis 50 ms erzeugen *Arius*, *Dianema*, *Mystus gulio*, *M. vittatus* sowie *Synodontis schoutedeni*. Bei den restlichen Species betragen die mittleren Lautlängen 50 - 100 ms (Tab. 2). Die größte Variabilität der Lautlänge zeigen *Agamyxis*, *Dysichthys*, *Glyptoperichthys* und *Peckoltia*, wobei einzelne Laute mehr als 150 ms dauern. Auch das einzige Exemplar von *Brachyrhamdia*

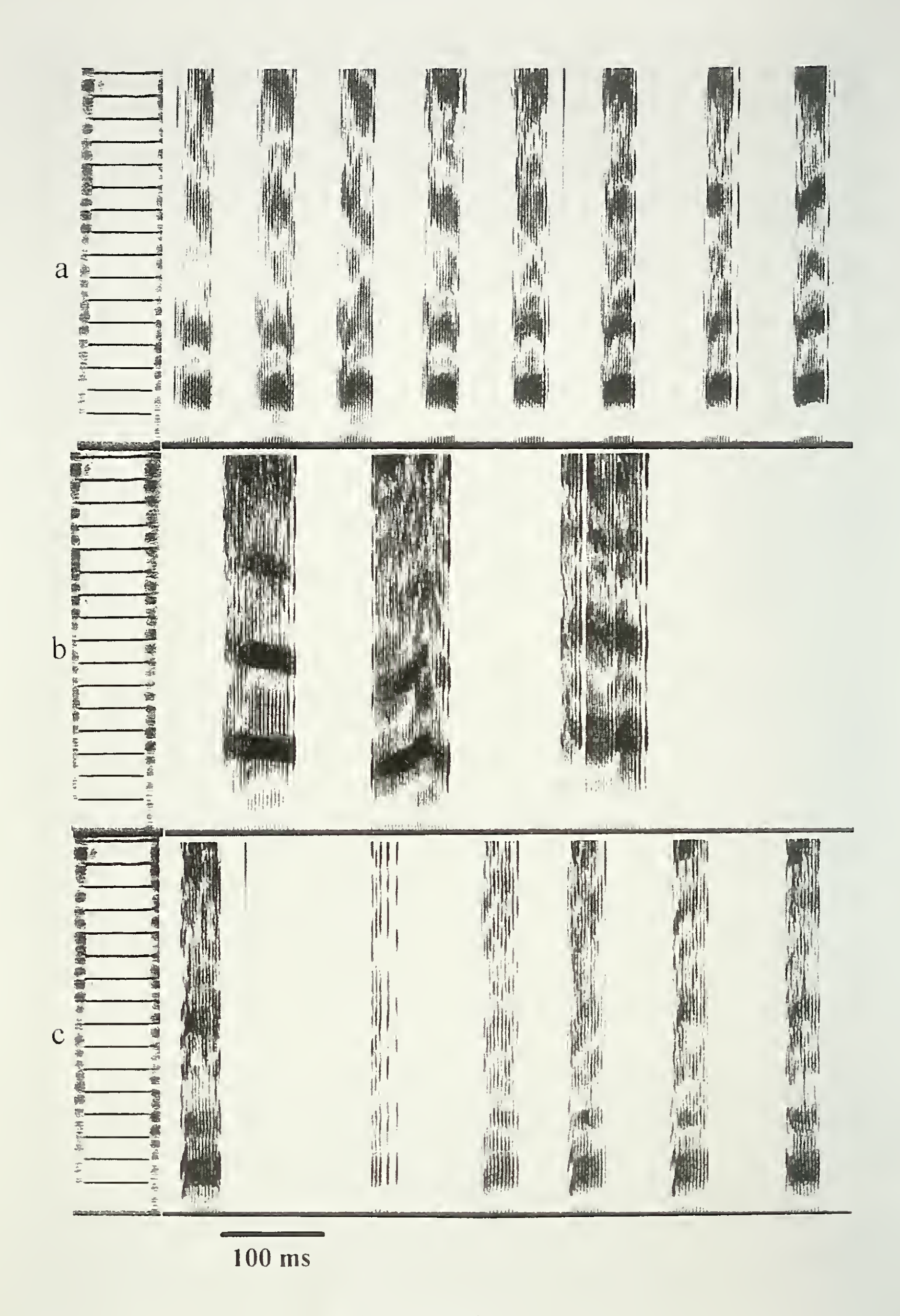


ABB. 1

Ausschnitt je eines Sonagramms von: a) *Arius seemani*, b) *Brachyrhamdia meesi*, c) *Dianema urostriata*. Abszisse: Zeitskala in ms. Ordinate: Frequenzskala 0-16 kHz in 1-kHz-Stufen.

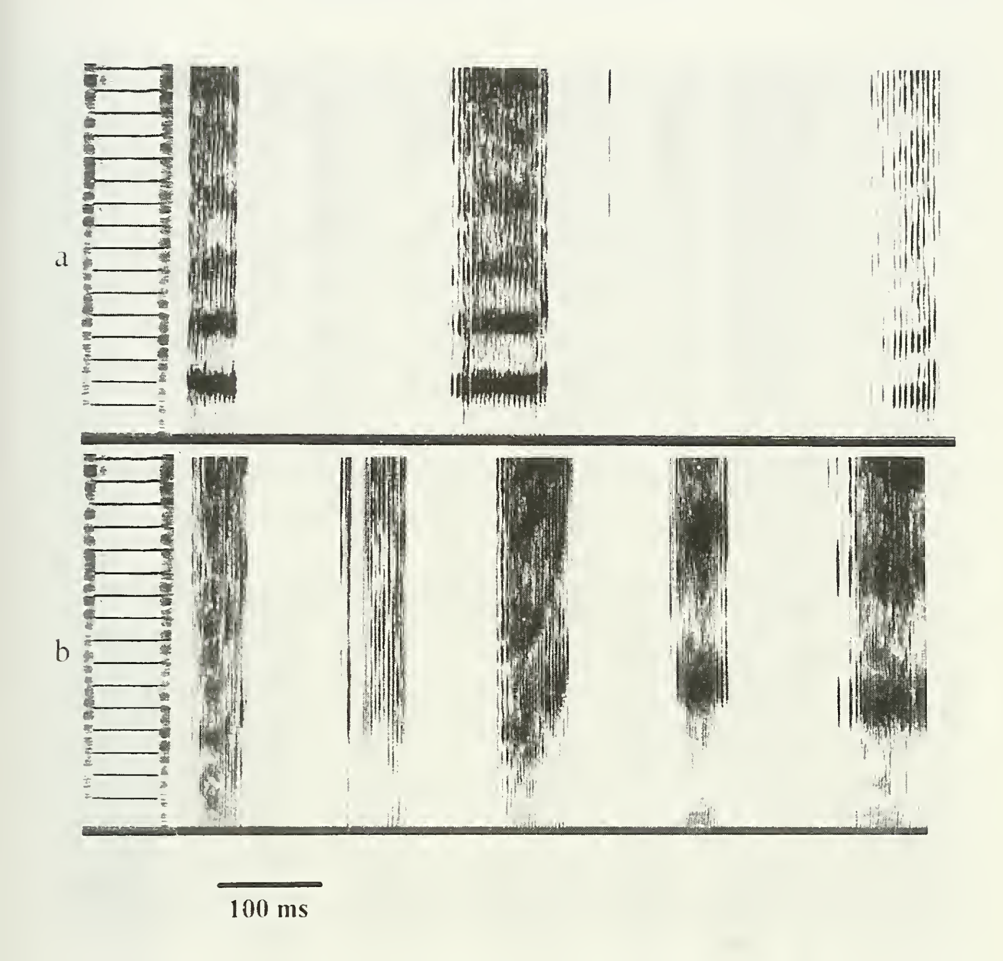


ABB. 2

Ausschnitt je eines Sonagramms von: a) *Glyptoperichthys gibbiceps*, b) *Peckoltia pulcher*. Achsen wie in Abb. 1.

weist bei kürzerer Lautdauer eine große Streuung auf (Abb. 7a). Die Pausenlänge ist am geringsten und streut am wenigsten bei den zwei *Synodontis*-Arten und *Mystus vittatus*; sie ist am größten bei *Glyptoperichthys* und streut am breitesten bei *Dianema* und *Dysichthys* (Abb. 7b).

Während ein Zusammenhang zwischen Erregungsgrad und Laut- bzw. Pausenlängen nicht ersichtlich ist (Tab. 2), zeigt sich im Verhältnis von Lautlänge zu Pausenlänge eine Abhängigkeit von der Art der Lauterzeugung (Abb. 8). Bei Species, die Ab- und Adduktionslaute erzeugen, sind die Laute mindestens ebenso lang wie die Pausen (Verhältnis meist größer als 1); bei Species mit Abduktionslauten übersteigt die Intervalldauer die Lautdauer teilweise weit (Verhältnis kleiner als 1).

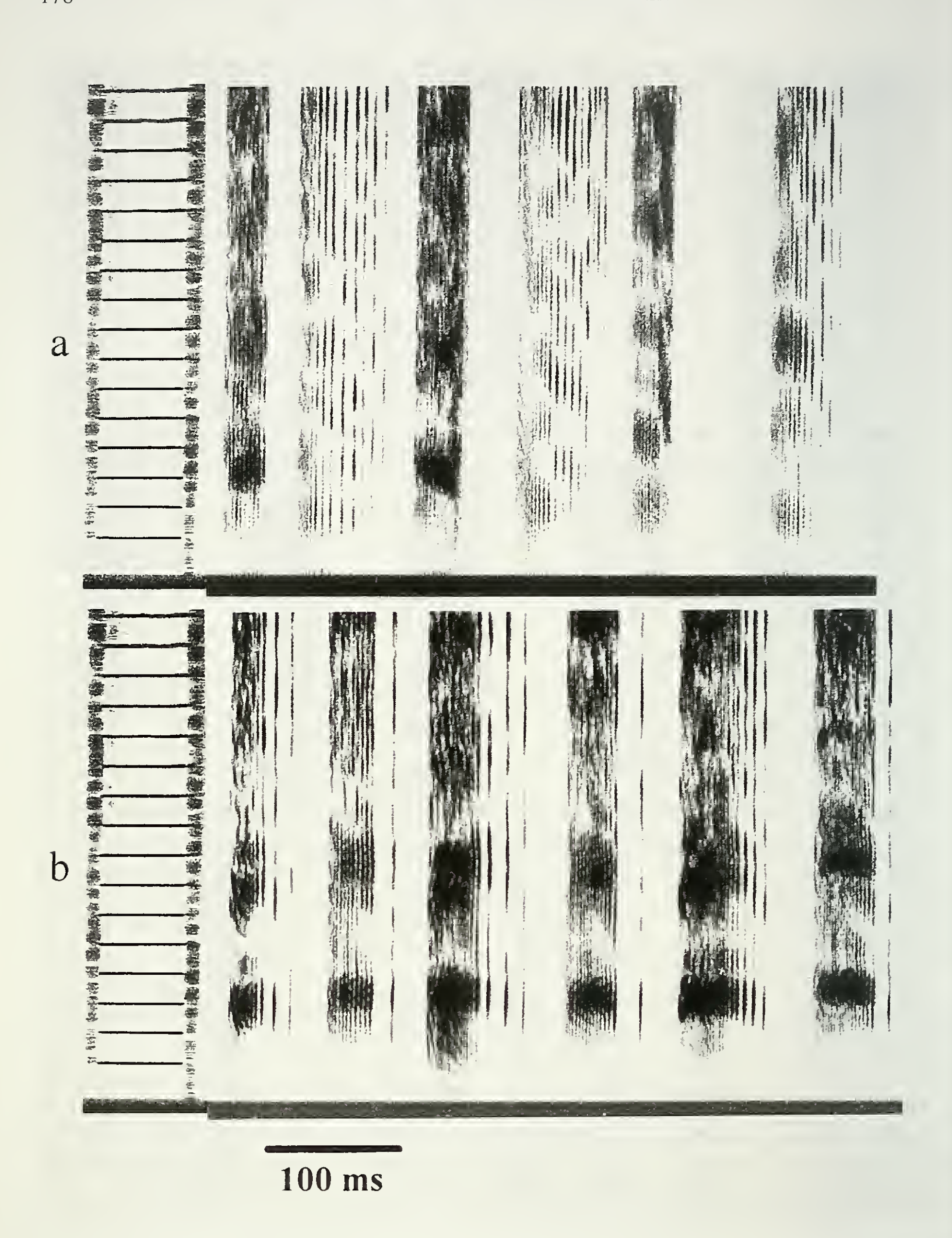


Abb. 3

Ausschnitt je eines Sonagramms von: a) *Mystus gulio*, b) *Mystus vittatus*. Achsen wie in Abb. 1.

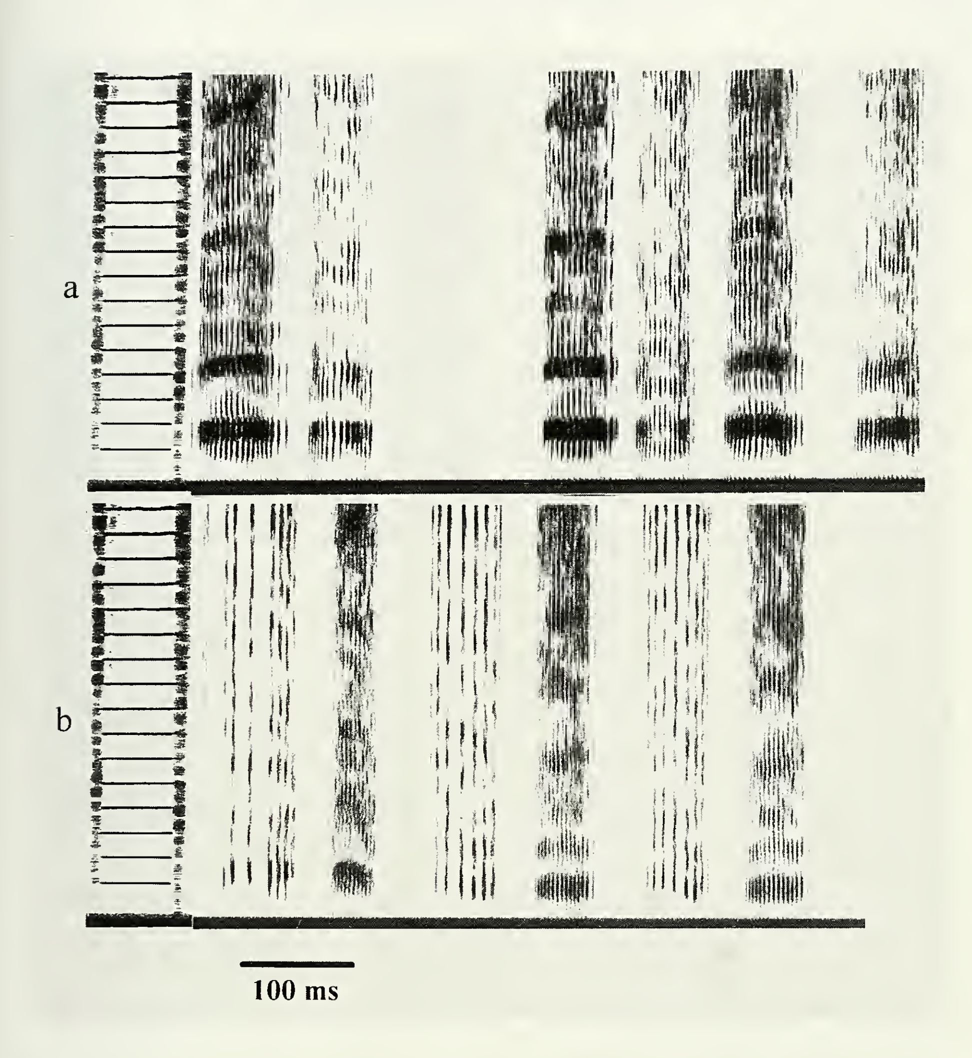


Abb. 4

Ausschnitt je eines Sonagramms von: a) *Synodontis ocellifer*, b) *Synodontis schoutedeni*. Achsen wie in Abb. 1.

Der Panzerwels *Corydoras paleatus* erzeugte Stridulationslaute auf folgende Art und Weise: wurde der Hinterkörper beidseitig gefaßt, warf der Fisch seinen Vorderkörper schnell hin und her. Dabei waren Laute hörbar, deren Sonagramme Stridulationslauten ähneln (Abb.9). Wurde der Fisch am Rumpf und an einer Brustflosse festgehalten, blieb die andere Pectoralis arretiert. Im Gegensatz zur stridulierenden *Peckoltia* zeigten die Loricariidae *Ancistrus* cf. *dolichopterus*, *Panaque nigrolineatus*, *Parancistrus aurantiacus* und *Pseudacanthicus spinosus* aus derselben Unterfamilie Ancistrinae zu keiner Tageszeit Stridulation. Alle Individuen dieser

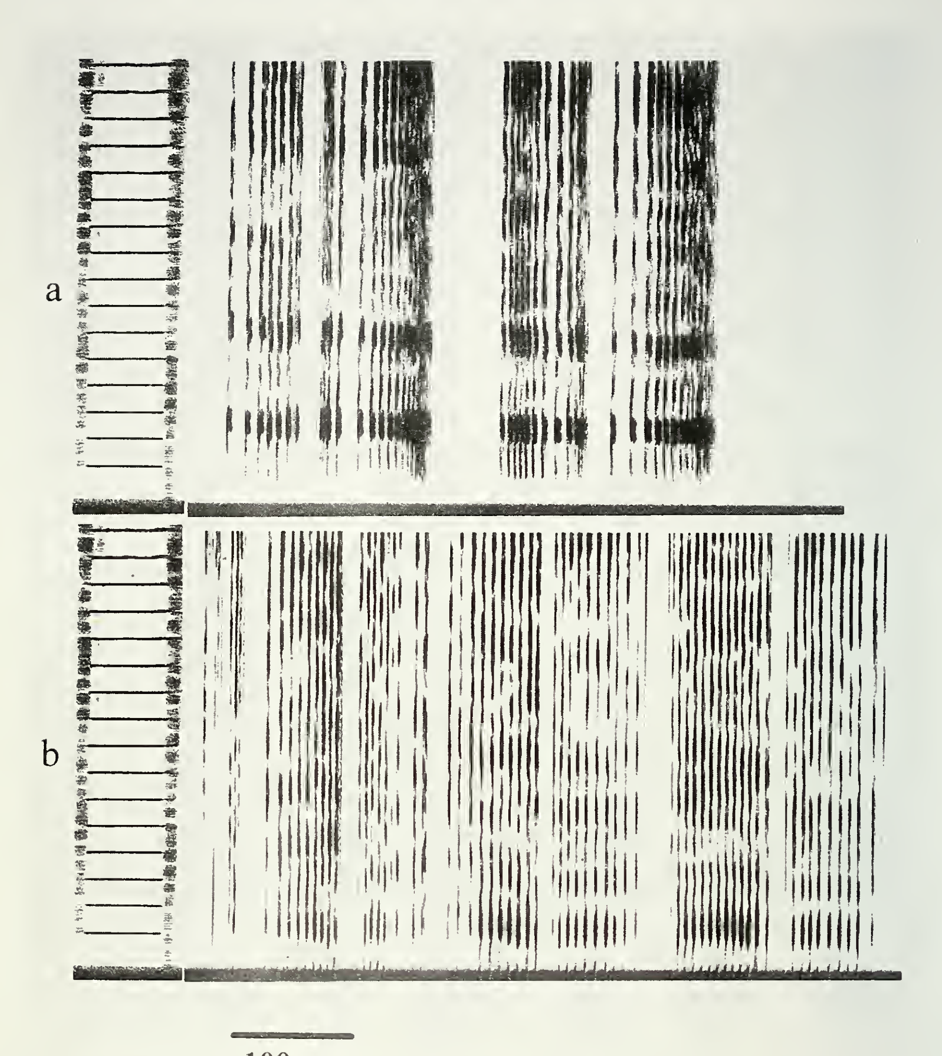


ABB. 5

Ausschnitt je eines Sonagramms von: a) *Agamyxis flavopictus*, b) *Dysichthys coracoideus*. Achsen wie in Abb. 1.

Species, ausgenommen *Peckoltia*, verhielten sich beim Herausnehmen aus dem Wasser ähnlich. Sie spreizten und arretierten beide Brustflossen, richteten ihre Rückenflosse auf und führten Schwanzschläge aus. Im Gegensatz zu *Pseudacanthicus* klappten *Ancistrus* und *Parancistrus* zusätzlich ihre mit Hakenstacheln besetzten Interopercula nach außen. *Panaque* besitzt keine solchen Interopercula. Anders als die

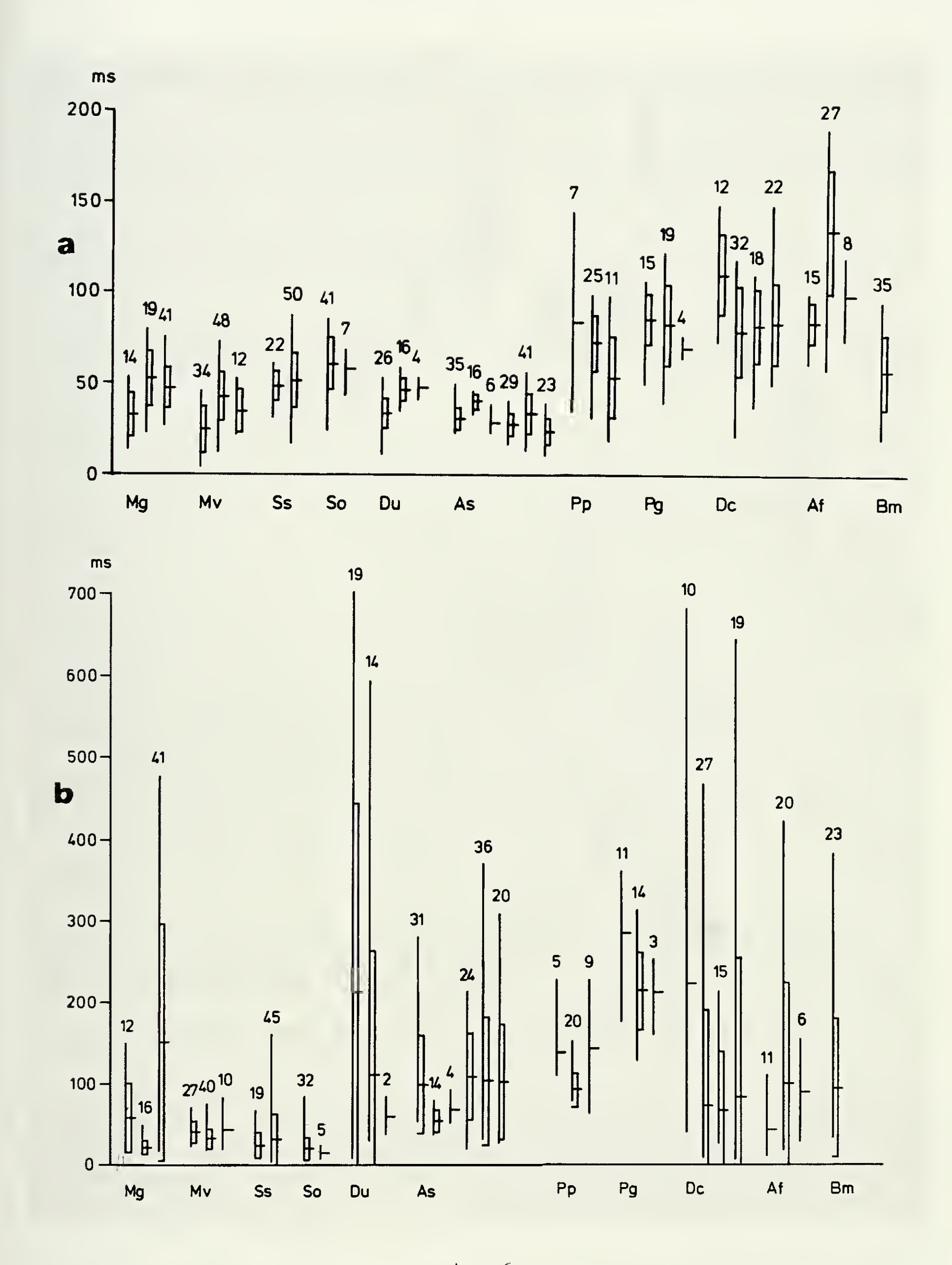


Abb. 6

Dauer der Stridulationslaute (a) und der Pausen zwischen den Lauten (b) von 33 Individuen aus 11 Species. Dargestellt sind Mittelwert, Standardabweichung, Minimum und Maximum sowie Anzahl der Laute (Ziffer). Abszisse: Species (Abkürzungen siehe Tab. 2; Pg = *Pterygoplichthys gibbiceps* = Synonym von *Glyptoperichthys gibbiceps* = Gg). Ordinate: Dauer in ms. Beachte die stärkere Dehnung der Ordinate in (a) gegenüber (b).

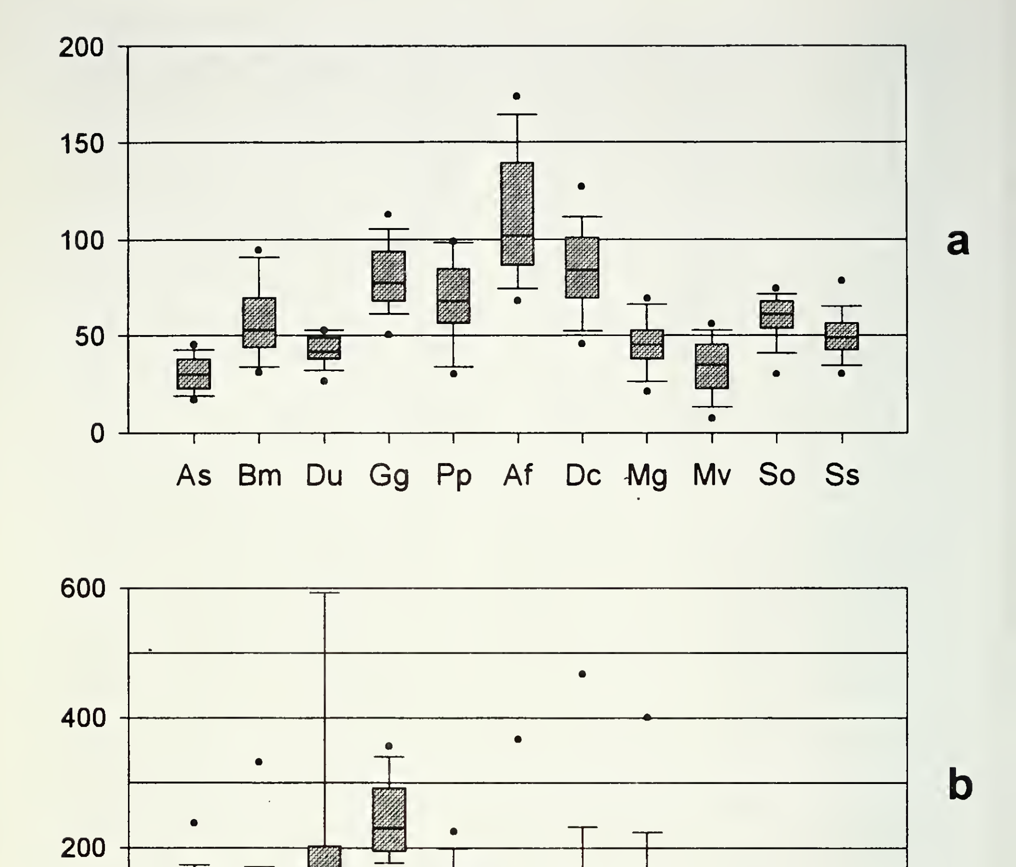


ABB. 7

Box-whisker-plots der Lautdauer (a) und der Pausendauer (b) der 11 Species. Abszisse: Species in Reihenfolge nach der Stridulationsweise: As-Pp Abduktion; Af-Ss Ab- und Adduktion. Abkürzungen siehe Tab. 2. Ordinate: Dauer in ms. Box: Median, 25. und 75. Perzentil. Whisker: 10. und 90. Perzentil. Punkte: 5. und 95. Perzentil.

beiden Bagridae der Gattung *Mystus* stridulierten vier wiederholt geprüfte Exemplare von *Hemibagrus nemurus* nicht, zeigten jedoch ein anderes bemerkenswertes Verhalten. Sie erzeugten mehrmals hintereinander durch Auspressen von Luft aus ihren Kiemenspalten Quietschlaute von 26 - 56 ms Dauer, mit einer Hauptfrequenz von 1,5 kHz (Abb. 10). Bei *Pimelodus pictus* waren wenige Stridulationslaute gleichzeitig mit Trommelmuskellauten zu hören.

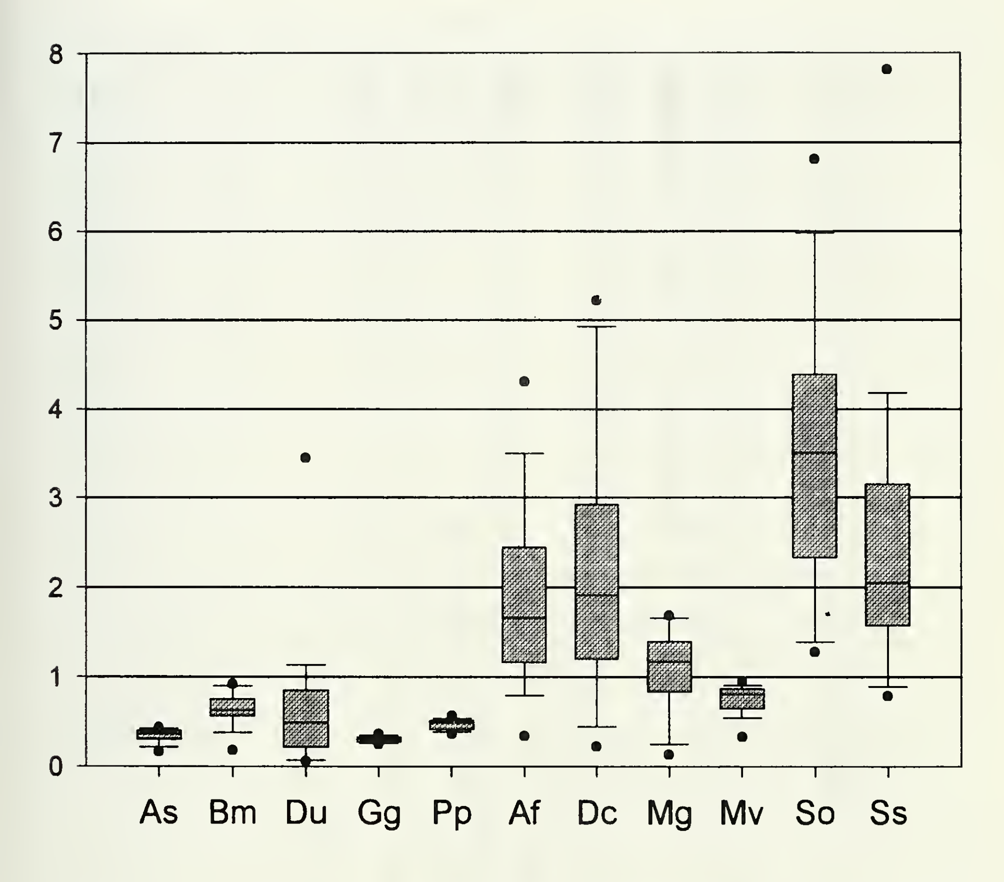


ABB. 8

Verhältnis von Lautdauer zu Pausendauer für jede Species, dargestellt als box-whisker-plots. Erläuterung siehe Abb. 8.

TROMMELMECHANISMEN:

Pimelodus pictus: alle vier Individuen erzeugten Laute, die an das Summen einer Fliege oder Hummel erinnern. Ein Exemplar stridulierte kurz außerhalb des Wassers, wobei gleichzeitig das Summen ertönte. Auch ein im Becherglas stridulierendes Exemplar summte. Die Summtöne waren etwa 1 sec lang und wurden mehrmals hintereinander erzeugt.

Arius seemani: beim Transport dieser Welse waren ebenso wie im Aquarium Laute vernehmbar, die sich wie „Popps" anhörten und entfernt an das Gackern von Hühnern erinnerten. Auf Klopfen an das Aquarium stellten die Fische diese Geräusche für einige Sekunden ein. Manche Individuen ließen diese Laute auch außerhalb des Wassers hören, während sie gleichzeitig stridulierten. Diese Laute waren leiser als das durch Stridulieren erzeugte Knarren.

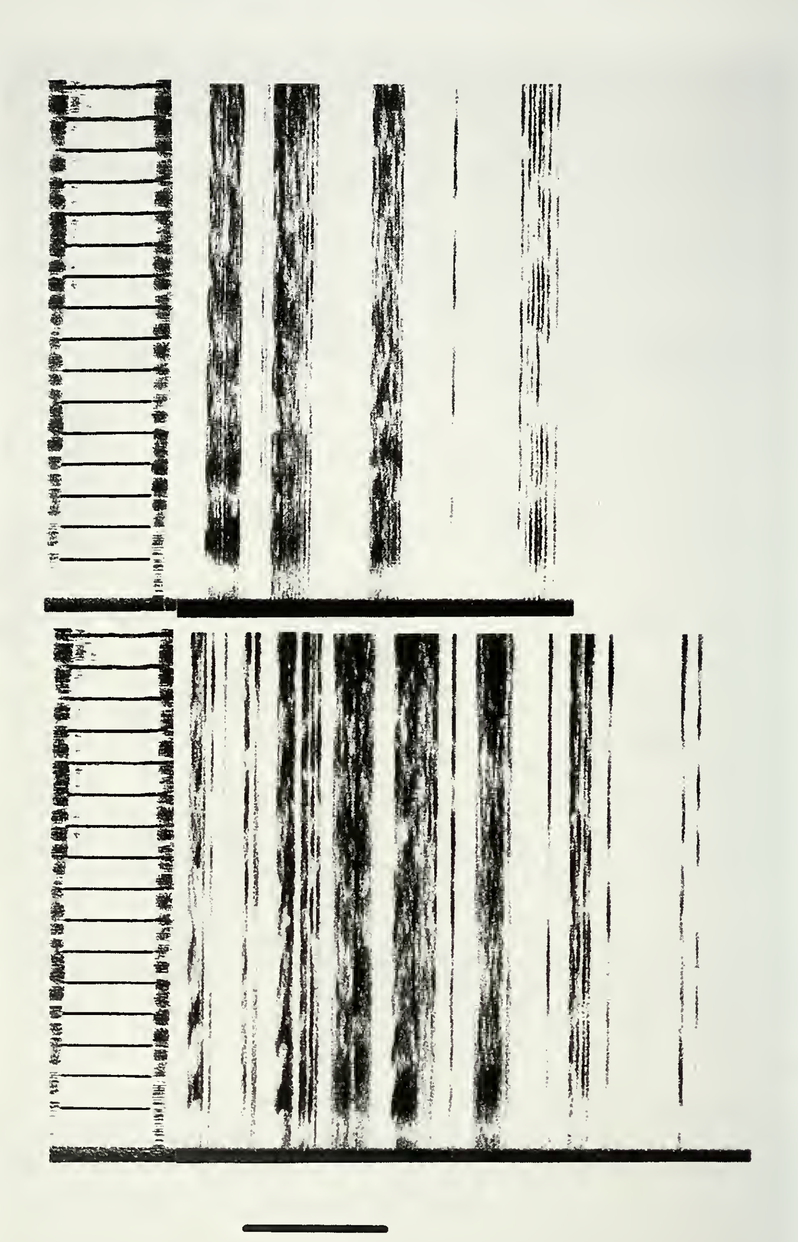


Abb. 9

Ausschnitte aus Sonagrammen von *Corydoras paleatus* (2 Exemplare). Achsen wie in Abb. 1.

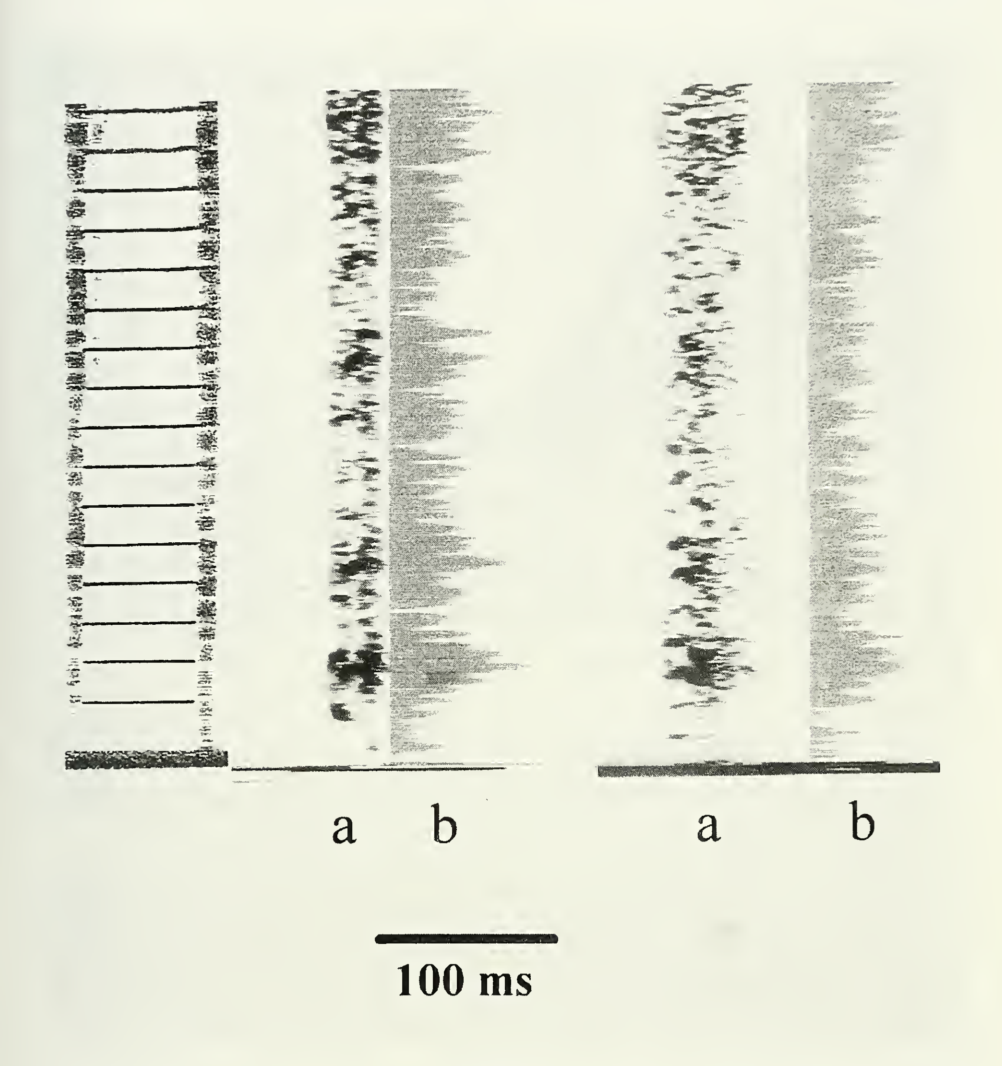


ABB. 10

Zwei "Quietschlaute" eines Exemplars von *Hemibagrus nemurus*. a: Sonagramm. b: Frequenzanalyse des Sonagraphen; vertikal Frequenz, horizontal Amplitude.

Versuch A: Die 4 Fische der ersten Gruppe begannen gleich nach dem Einsetzen in das Versuchsaquarium Trommellaute zu erzeugen, die in 1 m Entfernung vom Aquarium zu hören waren. Tagsüber lagen diese Welse entweder eng beisammen ruhig am Boden oder ruhten mit dem Kopf nach oben fast senkrecht an einer Aquarienwand. Bei Fütterung schwammen sie umher, danach ruhten sie wieder beieinander. Auch die zweite Gruppe gab sofort nach dem Einsetzen ins Versuchsaquarium Trommellaute von sich. Sie verhielt sich insgesamt ruhiger als die erste

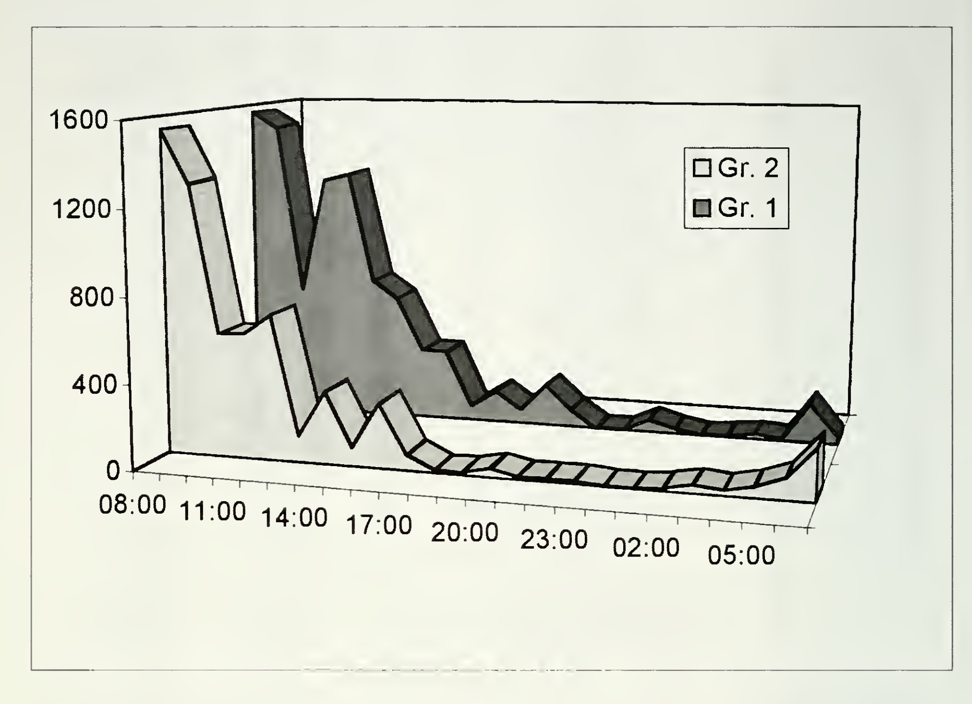


Abb. 11

24-Stunden-Lautaktivität der beiden Gruppen (Gr. 1, Gr. 2) von *Arius seemani*. Dargestellt sind Medianwerte über 3 Tage. Abszisse: Uhrzeit. Ordinate: Anzahl der Laute.

Gruppe und erzeugte bei Fütterung und beim Hantieren am Aquarium weniger Laute. Das Verhalten am Tag ähnelte dem der ersten Gruppe. Beide Gruppen zeigten in ihrer Lautaktivität einen ausgeprägten Tag-Nacht-Rhythmus (Abb. 11). Die Lautproduktion war am Tag deutlich höher als nachts und etwa 1 Stunde nach Einsetzen der Lichtperiode am höchsten. Die Lautaktivität nahm dann ab, um gegen 12 Uhr ein erneutes, aber kleineres Maximum zu erreichen. Am Nachmittag war ein weiteres, schrittweises Abklingen der Lautanzahl zu verzeichnen. Zwischen 19 und 7 Uhr (Dunkelphase) erzeugten die Welse nur wenige Laute. Bereits zwei Stunden vor der Lichtperiode (7 Uhr) intensivierten beide Gruppen ihre Lautaktivität. Die Lautserien waren am Morgen gehäuft, am Mittag vereinzelt und wurden oft nur von einem einzigen Fisch erzeugt. Die nachts registrierten Laute waren dagegen meist Einzelgeräusche, nur ausnahmsweise Serien. Bei Gruppe 1 war die Gesamtzahl der Laute in der Hellphase um etwa 50 %, nachts um etwa 23 % höher als bei Gruppe 2.

Versuch B: Alle Laute des isolierten Exemplars zeigten gleiche Frequenzspektren. Die Hauptfrequenzen lagen unter 500 Hz. Die maximale Intensität war bei 140 - 200 Hz, hohe Intensitäten sind bei 250 - 400 Hz zu erkennen (Abb. 12). Die mittlere Lautdauer betrug 209,5 ± 17,4 ms, die Intervalldauer 0,3 - 6 sec.

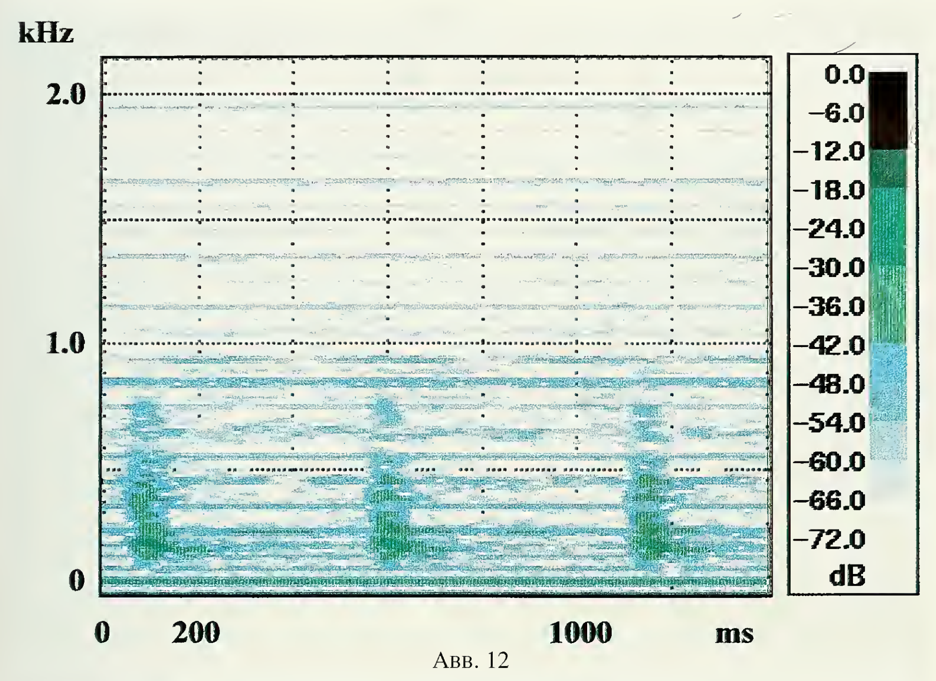


ABB. 12

Farbspektrogramm der Trommellaute von *Arius seemani*. Abszisse: Zeitachse in ms. Ordinate: Frequenz in kHz. Farbskala rechts: Intensitätsverteilung des Schalldruckpegels in dB.

Struktur der Trommelmuskelapparate (Schwimmblasenmechanismen):

Arius seemani besitzt im Bereich der vorderen Schwimmblasenkammer, ein laterales Fenster in der Muskulatur ("lateral cutaneous area"). Die Versteifung des Schädel-Hals-Bereiches wird durch den mit dem Basioccipitale fest verwachsenen Wirbelkomplex verstärkt. Eine knöcherne Lamelle des Epioticums ist mit dem Transversalfortsatz des 4. Wirbels fest verbunden. Der Wirbelkomplex wird von den Wirbeln 2 bis 7 gebildet. Die Wirbel 4 bis 7 formen mit ihren Transversalfortsätzen eine der Schwimmblase aufliegende Platte. Während die Transversalfortsätze 6 und 7 nur starres Bindegewebe miteinander verbindet, sind die Fortsätze 4 und 5 miteinander verwachsen. Der anteriore Teil des Transversalfortsatzes des 4. Wirbels ist zu einem langen, ventrad gebogenen Ast ausgezogen. Tavolga (1962) hat ihn zu Ehren seines Entdeckers Johannes Müller (1842) „Müller' sche Ramus" genannt (Abb. 13). Dieser lanzenförmige Ramus liegt der Schwimmblase craniad auf und ist mit ihr über Bindegewebe verwachsen, das ihn bis zum Ansatz des Trommelmuskels überzieht. Dieser indirekte Trommelmechanismus wurde von Müller (1842) als „Springfederapparat" („elastic spring apparatus") bezeichnet. Er wird vom Transversalfortsatz des 4. Wirbels, dem Müller'schen Ramus und dem Trommelmuskel (Protractor) gebildet. Der Protractor hat seinen Ursprung am Posttemporale, dem Epioticum und dessen knöcherner Lamelle. Die Ansatzstellen des Muskels liegen am Vorderrand des Transversalfortsatzes des 4. Wirbels bis zu dessen Verbindung mit

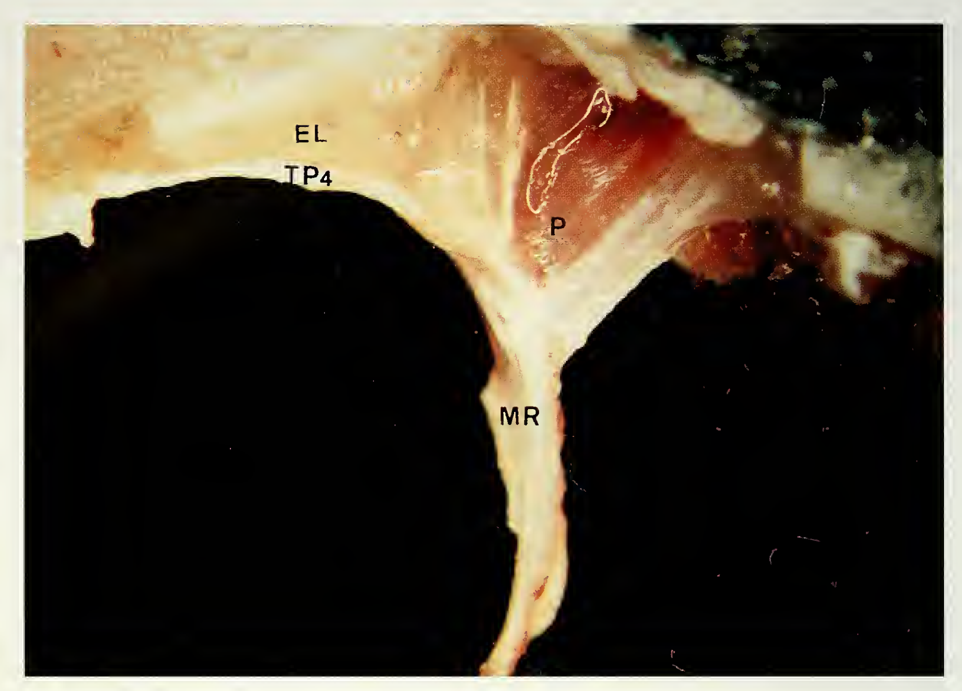


ABB. 13

Springfederapparat von *Arius seemani* (215 mm) der rechten Körperseite von lateral. P, Protractor mit blutrotem anterioren Anteil. El, knöcherne Lamelle des Epioticums. TP_4, Transversalfortsatz des 4. Wirbels. MR, Müller'sche Ramus. 8:1.

der Epioticum-Lamelle. Ein weiterer Teil des Muskels zieht zum proximalen Müller'schen Ramus. Der vordere Bereich des fächerförmigen Trommelmuskels erscheint am frischen Präparat stärker blutrot als der zum Transversalfortsatz des 4. Wirbels ziehende Ast. Beide Muskelbereiche lassen sich kaum voneinander trennen, da sie gemeinsam den Protractor bilden (Abb. 13). Die herzförmige Schwimmblase eines 260 mm großen *Arius* ist 33 mm lang und erstreckt sich bis zum 8. Wirbel, eingerahmt vom Müller'schen Ramus, dem Wirbelkomplex und dessen Transversalfortsätzen. Sie wird durch ein unvollständiges Diaphragma in eine anteriore und eine posteriore Kammer geteilt. Letztere wird durch zwei Transversalsepten weiter unterteilt. Die Ansatzstellen der Septen sind an der dorsalen und ventralen Schwimmblasenwand verbreitert (Abb. 14). Der kleine Ductus pneumaticus zieht vom caudalen Ende der vorderen Schwimmblasenkammer zum Vorderdarm.

Pimelodus pictus: Die vordere Schwimmblasenkammer grenzt teilweise an die Haut. Die Wirbelkörper 2 bis 5 sind miteinander verwachsen. Die Transversalfortsätze der Wirbel 4 und 5 bilden zusammen eine starre, der Schwimmblase aufliegende, leicht geschwungene Platte. Der Transversalfortsatz des 4. Wirbels teilt sich distal in einen anterioren und einen posterioren Ast, an dessen wulstartig verstärktem cranialem Rand der Trommelmuskel entspringt. Dieser Fortsatz ist gelenkig mit dem

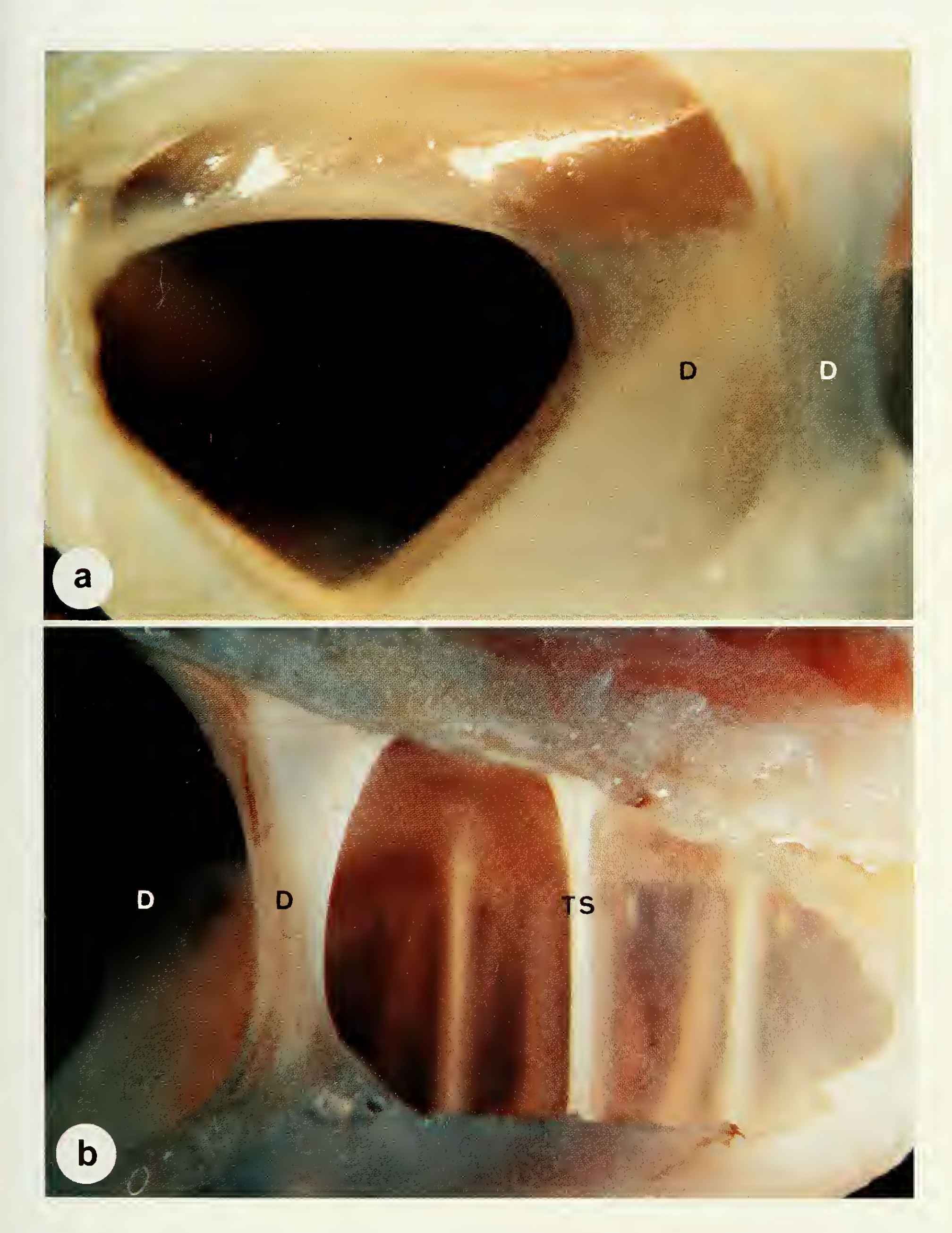


ABB. 14

Schwimmblase von *Arius seemani* (260 mm, männlich), linke Körperseite, lateral geöffnet. a) anteriore Kammer, durch das Diaphragma (D) von der posterioren Kammer teilweise getrennt. 8:1. b) posteriore Kammer. Deutlich sichtbar die Transversalsepten (TS) und das Diaphragma (D), das sich wie die TS and der dorsalen und ventralen Schwimmblasenwand verbreitert. 8:1.

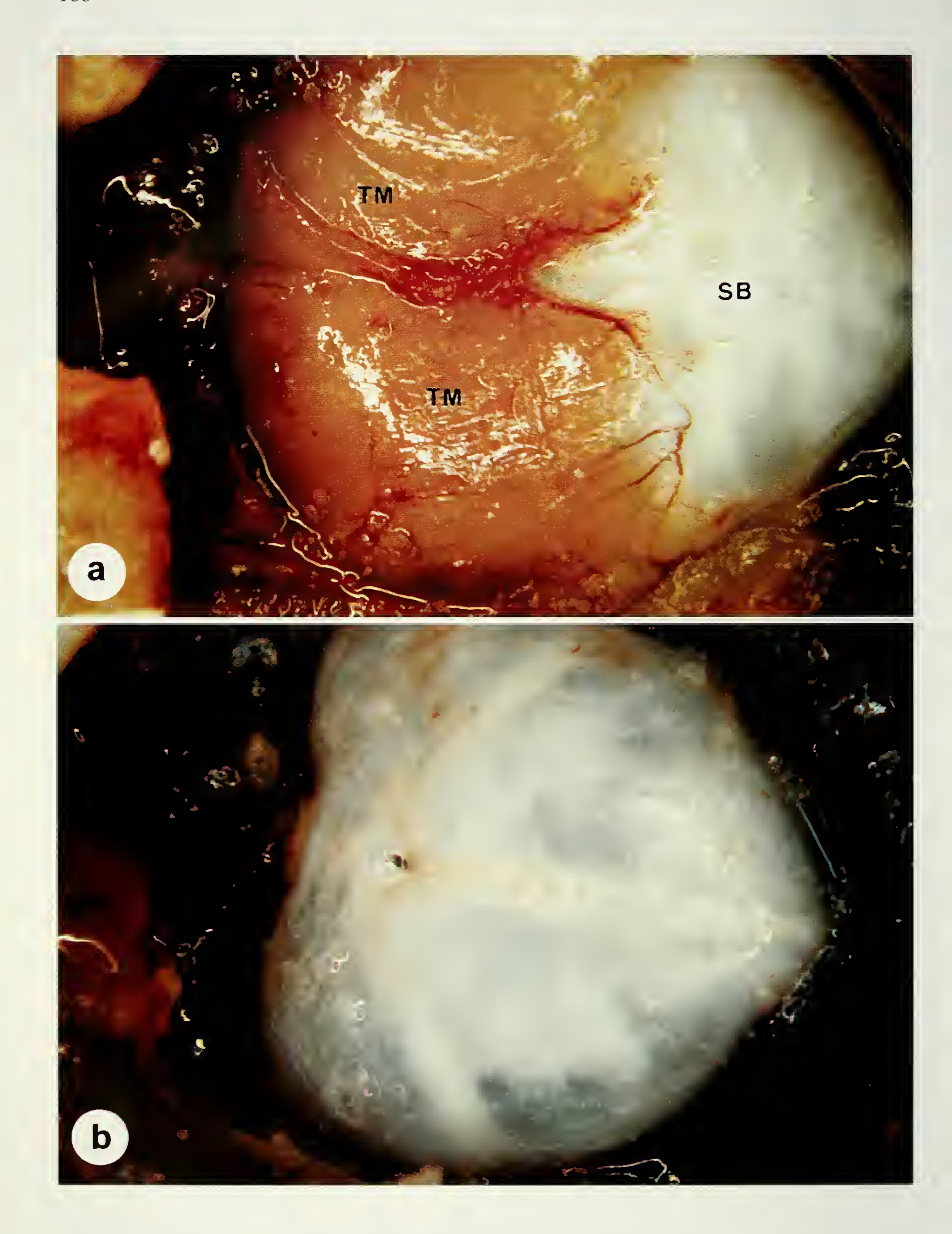


ABB. 15

Schwimmblasen von ventral. a) *Pimelodus pictus* (105 mm). Der blutrote Trommelmuskel (TM) überdeckt mehr als die Hälfte der Schwimmblase (SB). 8:1. b) *Pimelodella gracilis* (123 mm). Schwimmblase frei, kein Trommelmuskel. 8:1.

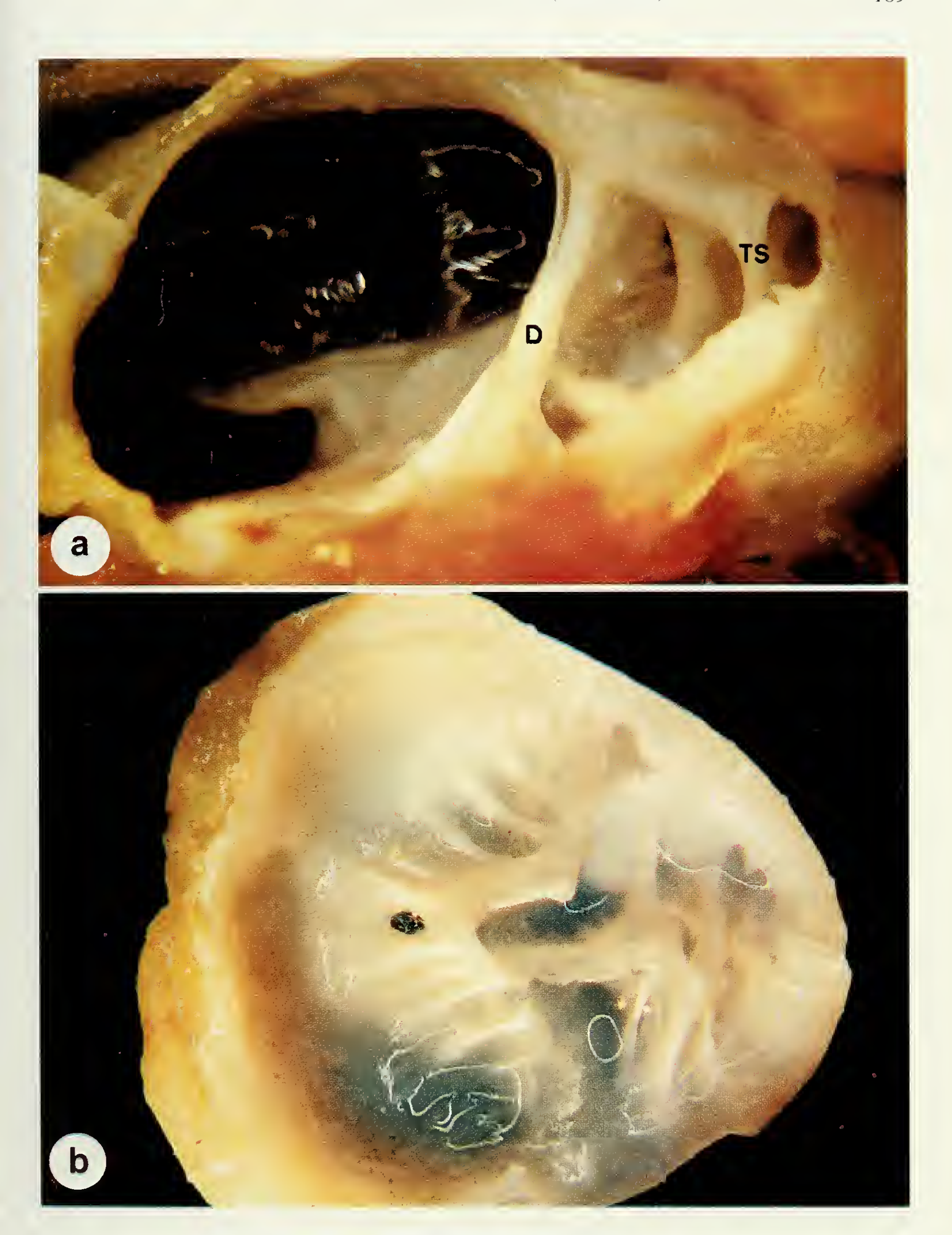


ABB. 16. *Pimelodus pictus* (Kopf nach links gelegen) a) Schwimmblase eines 105 mm langen Exemplars von links lateral geöffnet. Die anteriore großlumige Kammer ist von der posterioren Kammer durch ein Diaphragma (D) teilweise getrennt. Der hintere Schwimmblasenteil ist von Transversalsepten (TS) weiter unterteilt. 12:1. b) Schwimmblase eines 120 mm langen formalin-fixierten Exemplars, von dorsal geöffnet. Deutlich sind die zur dorsalen Schwimmblasenwand ziehenden Septen, die sich an ihren Ansatzstellen verbreitern. 8:1.

Posttemporale verbunden. Der paarige, durch große Blutgefäße versorgte und daher intensiv rote Trommelmuskel (Protractor) hat seinen Ursprung am Transversalfortsatz des 4. Wirbels und reicht über die Hälfte der ventralen Schwimmblasenwand. Er bedeckt die vordere Schwimmblasenkammer mit Ausnahme der "lateral cutaneous areas" und setzt am cranialen Ende der hinteren Kammer an. An seiner Ansatzstelle läuft der Trommelmuskel flach aus. Seine Ansatzareale sind S-förmig gekrümmt. Die herzförmige Schwimmblase erstreckt sich vom 2. bis zum 6. Wirbel und ist bei einem 105 mm großen Exemplar 15 mm lang (Abb. 15). Sie wird durch ein unvollständiges Diaphragma in eine anteriore und eine posteriore Kammer unterteilt. Weil das Diaphragma von lateral-dorsal gelegenen Öffnungen durchbrochen wird, sind die beiden Kammern miteinander verbunden. Die posteriore Kammer wird durch Transversalsepten nur unvollständig weiter unterteilt. Die Septenbildung beginnt an der Ansatzstelle des Trommelmuskels und reicht bis zum caudalen Schwimmblasenende. Die Septen ziehen zur dorsalen und ventralen Schwimmblasenwand (Abb. 16). Der Ductus pneumaticus entspringt in der Mitte des caudalen Endes der vorderen Schwimmblasenkammer.

Pimelodella gracilis besitzt ebenso wie *Pimelodus pictus* und *Arius seemani* in der lateralen Muskulatur beidseitig je ein ein Fenster, so daß ein Teil der vorderen Schwimmblasenkammer, nur von Haut überdeckt, in engem Kontakt mit dem Außenmedium Wasser steht. Die Wirbel 3 bis 5 sind miteinander verwachsen. Die Transversalfortsätze der Wirbel 4 und 5 bilden zusammen eine der Schwimmblase aufliegende Platte. Der anteriore Teil des Transversalfortsatzes des 4. Wirbels formt an seinem cranialen Ende einen Wulst, ähnlich wie bei *Pimelodus*. Ein Trommelmuskelapparat wurde bei *Pimelodella* jedoch nicht gefunden. Die herzförmige Schwimmblase erstreckt sich vom 2. bis zum 6. Wirbel und ist bei einem 123 mm großen Exemplar 8,5 mm lang. Sie wird von einem unvollständigen Diaphragma in eine anteriore und eine posteriore Kammer unterteilt. Das Diaphragma besitzt rechts und links je eine Öffnung, durch welche die beiden Kammern kommunizieren (Abb. 17). Die posteriore Kammer ist mindestens doppelt so lang wie die anteriore und wird durch ein vertikales Längsseptum vollständig zweigeteilt. Weitere Transversalsepten wurden, im Gegensatz zu *Pimelodus*, nicht gefunden. Der Ductus pneumaticus entspringt an der Schnittstelle des Längsseptums mit dem Diaphragma.

Lauterzeugung und Schreckreaktion

In Tabelle 3 sind diejenigen Welsfamilien aufgelistet, die auf den Besitz von Schreckstoffzellen und Schreckreaktion bzw. ihre Fähigkeit zur Lauterzeugung untersucht worden sind. Ferner zeigt diese Übersicht das Vorkommen sowie die Anzahl von Gattungen und Species nach Nelson (1994) und Teugels (1996). Der Reihenfolge der Familien liegt ein Cladogramm von de Pinna (1998) zugrunde, wobei die „niedrigen" Taxa zuerst genannt sind. Während 20 der 23 dargestellten Taxa Schreckstoffzellen besitzen, ist die Schreckreaktion nur bei 5 Welsfamilien durch Videoaufnahmen dokumentiert und bei 4 weiteren beobachtet worden. Stridulationsmechanismen treten bei 14, Trommelmechanismen bei 8 Familien auf. Beide Lauterzeugungsmechanismen gemeinsam kommen bei 7 der „höheren" Taxa vor.

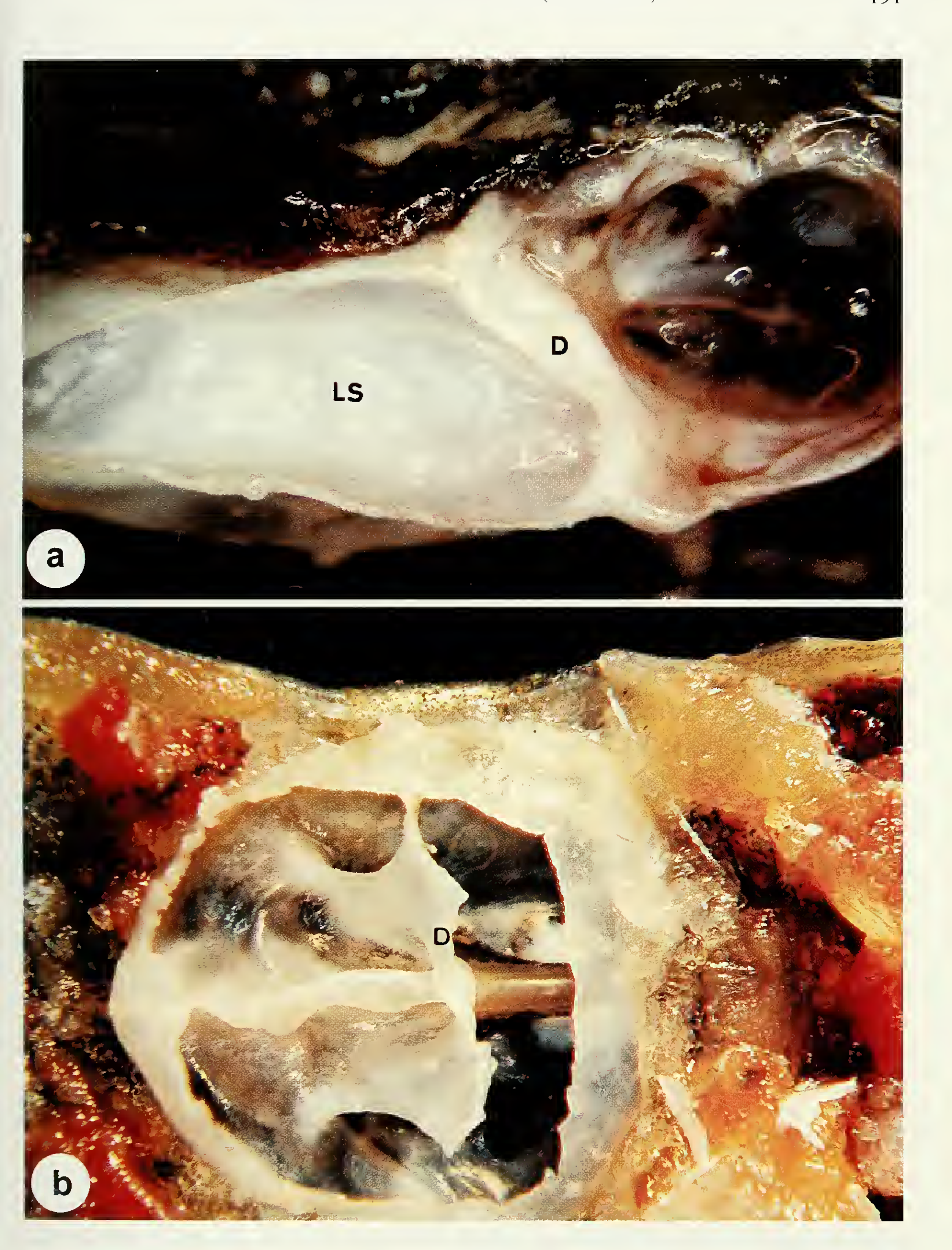


ABB. 17. *Pimelodella gracilis* (Kopf nach rechts gelegen). a) Schwimmblase eines 123 mm langen Exemplars, rechte Körperseite lateral geöffnet. Vordere und hintere Kammer sind durch ein Diaphragma (D) teilweise getrennt. Die hintere Kammer wird von longitudinalem Septum (LS) vollständig in zwei Hälften unterteilt. 12:1. b) Schwimmblase eines 100 mm Exemplars, ventral geöffnet. Die seitlichen Öffnungen im Diaphragma sind im Vergleich zu *Pimelodus pictus* großlumiger, weitere transversale Septen fehlen. 8:1.

TABELLE 3

Vorkommen, Anzahl der Gattungen (G.) und Species (Spec.) nach Nelson (1994) und Teugels (1996) sowie das Auftreten von Schreckstoffzellen (SZ), Schreckreaktion (SR), Stridulation (ST) und Trommelmechanismen (TM) bei verschiedenen Familien und Unterfamilien der Welse. Reihenfolge der Familien nach einem Cladogramm in de Pinna 1998, p. 289; Verwandtschaftsgruppen mit ● markiert. * : Unterfamilie der Pimelodidae = Rhamdiinae in Teugels 1996. **: Familie bei de Pinna 1998 nicht aufgelistet.
Abkürzungen: Ab = Abduktion; Ad = Adduktion; AF = Afrika; AS = Asien; D = Rückenflosse; E = Europa; MA = Mittelamerika; MAR = marin; NA = Nordamerika; PA = Pazifik; SA = Südamerika; SW = Süßwasser; TS = tropisch-subtropisch; V = Videoaufnahmen von SR vorhanden; + = vorhanden; (+) = SR gesehen; + ? = vorhanden, Mechanismus nicht beschrieben; ? = fraglich; -- = nicht vorhanden.

Familie	Vorkommen	G./ Spec. Nelson 1994	G. / Spec. Teugels 1996	SZ	SR	ST	TM
● Cetopsidae	SW / SA	4 / 12	4 / 14	+			
● Loricariidae	SW / SA, MA	80 / > 550	88 / 651	--	--	Ab	
Callichthyidae	SW / SA, MA	7 / 130	7 / 144	+	V	Ab	
Trichomycteridae	SW / MA, SA	36 / 155	40 / 154	+			
Amphiliidae	SW / AF	7 / 47	9 / 60	+			
Sisoridae	SW / AS	20 / 85	20 / 98	+		D	
● Aspredinidae	SW / SA	10 / 32	10 / 32	--	--	Ab+Ad	
● Heptapterinae*	SW / SA	-	18 / 220			Ab	
● Ictaluridae	SW / NA	7 / 45	7 / 45	+	(+)	Ab/Ab+Ad	
● Doradidae	SW / SA	35 / 90	37 / 94	+		Ab+Ad	+
Auchenipteridae	SW / SA	21 / 60	20 / 61	+		+	+
Mochokidae	SW / AF	10 / 167	11 / 177	+	(+)	Ab+Ad	+
Ariidae	MAR (SW) / TS	14 / 120	14 / 148	+		Ab	+
● Siluridae	SW / E, AS	12 / 100	9 / 60	+	V		
Malapteruridae	SW / AF	1 / 2	1 / 3	+			+
Chacidae	SW / AS	1 / 3	1 / 3	+			
Plotosidae	MAR, SW / AS, PA	9 / 32	9 / 32	+	V	?	
Clariidae	SW / AF, AS	13 / 100	15 / 92	+	(+)	?	
● Pangasiidae	SW / AS	2 / 21	2 / 21	+	V	+	+
Schilbeidae	SW / AF, AS	18 / 45	13 / 51	+	V		
● Bagridae	SW / AF, AS	30 / 210	15 / 135	+		Ab+Ad	+
● Pimelodinae	SW / MA, SA	56 / 300	53 / 323	+	(+)	Ab	+
● Heteropneustidae**	SW / AS	1 / 2	1 / 2	+		+ ?	

DISKUSSION

LAUTERZEUGUNG:

Ariidae: Die Unterwasserlaute von *Arius felis* (Synonym *Galeichthys felis*) studierte Dobrin (1947). Diese Species erzeugt sowohl Laute mit dem Springfederapparat (Burkenroad, 1931) als auch Stridulationsgeräusche. Frisch gefangene *A. felis* brachten bei Bewegung der Brustflossen 30 - 50 ms lange Laute im Frequenzbereich 2 - 4 kHz hervor (Tavolga, 1960). *Arius seemani* produziert bei Abduktion der Brustflossen Stridulationslaute, deren Dauer und Frequenzanteile ebenfalls in diesem Bereich liegen. Die Lauterzeugung mittels Springfederapparat wurde von Tavolga

(1971b, 1976, 1977) eingehend untersucht. *Arius felis* erzeugt fast dauernd Trommellaute der Frequenz 100 Hz und benützt sie als primitives Echolot bis auf 10 cm Entfernung. Bemerkenswert ist die zu dieser tiefen Frequenz passende Hörschärfe. *Arius felis* hört im Bereich 50 - 1000 Hz, mit bester Hörschärfe bei 100 - 200 Hz (Popper & Tavolga, 1981). Diese Werte liegen weit unter denen von *Ameiurus nebulosus* (Ictaluridae) mit 100 - 4000 Hz bzw. 600 - 800 Hz (Poggendorf, 1952, Weiss *et al.*, 1969). In Feldstudien wurde gezeigt, daß *A. felis* besonders nachts Laute ausstößt, die dem Zusammenhalt der Gruppe dienen sollen. In Laborversuchen waren die Laute in Gesellschaft kürzer als unter Isolation. Ungestört gaben die Welse leise, 20 - 40 ms kurze Grunzer von sich; bei Störung dagegen wurden laute, 100 - 150 ms lange Geräusche mit einer Grundfrequenz von 150 Hz registriert (Tavolga, 1960, 1976). Bei Langzeituntersuchungen an *A. felis* fand Breder (1968), daß die Welse von April bis Oktober mit einer Sommerpause im Juli/August Laute erzeugten, hauptsächlich von 17 - 23 Uhr bei einer Wassertemperatur von 23 - 31°C. Die Trommelaktivität von *A. seemani* zeigte im Labor einen anderen Tag-Nacht-Rhythmus. Sie begann vor der Lichtperiode und war in den Morgenstunden am höchsten; nachts wurden kaum Laute registriert. Eine Funktion der Laute für den Zusammenhalt der Gruppe oder für die Orientierung im Dunkeln ist daher unwahrscheinlich. Bei Fischarten außerhalb der Welse wurden ebenfalls Dämmerungslaute (morgens und abends) beschrieben, deren biologische Bedeutung jedoch unbekannt ist (Winn, 1964; Zelick *et al.*, 1999).

Im Gegensatz zu den Untersuchungen an *A. felis* (Tavolga 1960) unterbrach *A. seemani* seine Trommelmuskelaktivität bei Störungen kurz, und die Lautdauer (ca. 200 ms) blieb vor und nach Störungen nahezu unverändert. Die Grundfrequenz der Laute lag mit 140 - 200 Hz im Bereich der von *A. felis* bekannten Kontraktionsfrequenz des Trommelmuskels (Fusionsgrenze < 400 Hz). Die anatomischen Übereinstimmungen zwischen beiden Species deuten darauf hin, daß auch bei *A. seemani* die Grundfrequenz der Laute der Kontraktionsfrequenz des Protractors entspricht. Die Pausen zwischen den Lauten eines isolierten *A. seemani* schwankten in Ruhe und bei Störung. *Arius seemani* besitzt einen Springfederapparat wie *A. felis* (Tavolga 1962). Einen solchen Apparat führen auch die Auchenipteridae, Bagridae, Doradidae, Malapteruridae, Mochokidae und Pangasiidae (Müller, 1842; Bridge & Haddon, 1893; Chranilov, 1929; Tavolga, 1962). Sörensen (1884) sowie Bridge & Haddon (1894) wiesen bereits darauf hin, daß der Springfederapparat der Doradidae der Lauterzeugung dient, wie von Kastberger (1977, 1978) bestätigt. Entsprechendes gilt für die Mochokidae (Abu-Gideiri & Nasr, 1973). Der Springfederapparat und der direkte Trommelmechanismus (bei Pimelodidae) haben sich möglicherweise bei verschiedenen Welsfamilien unabhängig voneinander entwickelt (Alexander, 1965). Der Funktionsmechanismus des Springfederapparats läßt sich folgendermaßen beschreiben: Durch Kontraktion des Trommelmuskels (Protractors) werden der „Müller'sche Ramus" (Tavolga, 1962) und der Transversalfortsatz des 4. Wirbels (Knochenplatte) craniad bzw. dorsad bewegt. Weil der Müller'sche Ramus über Bindegewebe mit der Tunica externa der vorderen Schwimmblasenkammer verwachsen ist, wird die Schwimmblase bei seiner Bewegung mitgezogen. Entspannt sich der Protractor,

schnellen Knochenplatte und Müller'scher Ramus wieder zurück. Die vordere Schwimmblasenkammer wird komprimiert und ihr Gasinhalt in die hintere Kammer gepreßt. Die Schwimmblase ist durch Transversalsepten unterteilt. Das an den Septenrändern und dem Diaphragma vorbeiströmende Gas versetzt diese in Schwingung. Die Schwimmblasenwand wird zum Vibrieren angeregt und ihre Schwingung durch die trommelnden Knochenelemente verstärkt (vergleichbar einem Schlagzeug). Die Schwimmblase dient als Resonanzkörper (Trommel). Schwingungsgeneratoren sind der Trommelmuskel und die knöchernen Elemente. Die Synchronisation der beiden Trommelmuskeln, rechts und links am jeweiligen Müller'schen Ramus, wird zurückgeführt auf die polyaxonale und multiple Versorgung ihrer Fasern durch den zweiten Spinalnerven (Schneider, 1967).

Aspredinidae: Die Stridulationslaute von *Bunocephalus* spec. wurden von Winn (1964) analysiert und von Pfeiffer & Eisenberg (1965) an einigen Species gehört. Die Kontraktionsdauer der Muskelpotentiale von *Bunocephalus* spec. entspricht mit 100 ms der Lautlänge (Gainer, 1967). Die Lautdauer von *Dysichthys coracoideus* ist mit 80 ms nur wenig kürzer. Wie *Bunocephalus* spec. striduliert *D. coracoideus* bei Abduktion und Adduktion.

Auchenipteridae: Sie besitzen neben der Brustflossenstridulation auch einen Springfederapparat (Müller 1842). Die Trommellaute von *Trachycorystes* spec. haben eine Grundfrequenz von 120 Hz und können einige Sekunden andauern (Kastberger, 1978). Weitere Daten zu Schwimmblasen- und Stridulationslauten finden sich bei Kaatz (1999).

Bagridae: *Leiocassis micropogon* erzeugt „knurrende", *L. siamensis* und *L. poecilopterus* produzieren „krächzende" Laute. *L. brashnikowi* gibt „einzelne Töne" von sich, und beim Paarungsspiel von *Mystus vittatus* entstehen „zwitschernde" Laute (Riehl & Baensch, 1983; Franke, 1985; Sterba, 1990), wobei der Mechanismus der Lauterzeugung nicht genannt wird. *Mystus vittatus* und *M. gulio* stridulieren bei Abduktion und Adduktion der Brustflossen. Mit den „Quietschlauten" von *Hemibagrus nemurus* gibt es eine weitere, nämlich pneumatische Weise der Lautentstehung. Agassiz (1852) hörte bei einem Wels Geräusche, die anscheinend durch Luftausstossen aus der Schwimmblase hervorgerufen wurden. Bei *Synodontis schall* ist ein „Atemgeräusch" vernehmbar, das vermutlich mit der Schwimmblase zusammenhängt (Dufossé 1874). Sörensen (1895) beschrieb ein katzenähnliches Fauchen („not unlike the hissing of a cat") beim Zitterwels *Malapterurus* und führte dies auf die zwischen hinterer und vorderer Schwimmblasenkammer durch einen dünnen Gang streichende Luft zurück. Kaatz (1999) beobachtete Lauterzeugung durch Luftausstoßen bei 8 Welsfamilien.

Callichthyidae: *Callichthys callichthys* läßt bei der Brutpflege „grunzende" Laute hören (Riehl & Baensch, 1983). *Hoplosternum thoracatum* erzeugt bei Geschlechtsreife im Wasser Stridulationslaute (Mayr 1987). Für *Dianema urostriata* wurden Stridulationslaute nur bei Abduktion nachgewiesen, wie von *H. thoracatum* bekannt. Bei *Corydoras paleatus* stridulieren beide Geschlechter beim Fang, die Männchen auch bei Balz und Paarung (Pruzsinsky & Ladich, 1998).

Clariidae / Heteropneustidae: Stridulationsgeräusche wurden für *Heteropneustes fossilis* beschrieben. Die Laute entstehen zum einen durch Bewegung der Brustflossen, zum anderen durch Reiben der Pharyngealzähne am Mundboden. Es wird vermutet, daß die Laute der Warnung und Abwehr von Angreifern sowie während der Fortpflanzungsperiode der Schwarmbildung dienen (Agrawal & Sharma 1965). Diese Species, früher zu den Clariidae gezählt, wird heute den Heteropneustidae zugeordnet (Burgess, 1989; Teugels, 1996). Über die Lauterzeugung der Clariidae gibt es kaum Zeugnisse: Tennent (1859; zitiert in Sörensen, 1895, p. 115f.) berichtet über Aussagen von Fischern, nach denen ein „Magoora" genannter Fisch in einem See nahe Colombo bei Störung im Wasser „Grunzlaute" hervorbringt. Nach Day (1881) handelt es sich dabei um einen Wels der Gattung *Clarias*, wahrscheinlich um *Clarias magur* („Mah-gur" oder „Magurah", Day, 1958), einem Synonym von *Clarias batrachus* (Eschmeyer, 1998). Der Laut soll durch Schwimmblasenluft entstehen, die über den Ductus pneumaticus entweicht (Sörensen, 1895). Es könnte sich aber auch um Stridulationslaute handeln, da viele Clariidae kräftige Brustflossenstacheln besitzen, deren Struktur derjenigen stridulierender Species ähnelt (Nawar 1954).

Doradidae: *Acanthodoras spinosissimus* „grunzt" (Innes 1956), „knurrt" (Sterba 1956), „krächzt" und gibt einen lang anhaltenden Quarrlaut von sich, der aus einer Folge von Einzellauten besteht (Villwock, 1960). *Amblydoras hancocki* erzeugt knurrende Töne, und *Platydoras costatus* stößt beim Fangen „quakende" Laute aus (Sterba 1990). Die Lauterzeugung in Abhängigkeit von der Bewegung der Brustflossen wurde erstmals von Pfeiffer & Eisenberg (1965) experimentell untersucht, durch gleichzeitige Film- und Tonbandaufnahmen von *Agamyxis albomaculatus*, *Amblydoras hancocki* und *Platydoras costatus*. Die Laute entstehen bei Abduktion und Adduktion, wobei die Abduktionslaute länger sind als die Adduktionslaute. Die an *Agamyxis flavopictus* erhobenen Befunde bezüglich Laut- und Pausenlängen entsprechen den Ergebnissen von Pfeiffer & Eisenberg (1965). Dagegen fand Ladich (1997), daß sich Ab- und Adduktionslaute bei *Agamyxis pectinifrons* bzw. *Platydoras costatus* in der Länge nicht unterscheiden. Die Dauer der Stridulationslaute liegt bei den beiden Species *A. flavopictus* und *A. pectinifrons* mit ca. 100 ms im gleichen Bereich. *A. flavopictus* wird im Handel oft als *A. pectinifrons* bezeichnet (Franke 1985). *Hassar orestis* kann ebenfalls stridulieren und ist durch seine abgespreizten Flossenstacheln sogar vor Piranhas geschützt (Markl, 1968). Neben der Brustflossenstridulation besitzen die Doradidae einen indirekten Trommelmechanismus, den "Springfederapparat" (Müller, 1842; Sörensen, 1884, 1895; Bridge & Haddon, 1894; Dorn, 1976; Kastberger, 1977, 1978). Die biologische Bedeutung der durch die Brustflossenstridulation erzeugten Laute sehen Pfeiffer & Eisenberg (1965) im „Schutz oder der Verteidigung", in der Warnung eines potentiellen Beutegreifers vor einem nur schwer zu verschlingenden, gefährlichen Happen. Die Gefährlichkeit ist gegeben durch die Sperrmechanismen der Stacheln von Brustflossen und Rückenflosse (Brousseau, 1976), in Verbindung mit ihrer großen mechanischen Festigkeit (Schaefer, 1984) und möglichen Giftigkeit (Birkhead, 1972), die sogar für den Menschen tödlich sein kann (Nelson, 1994).

Ictaluridae: Den Bau des Schultergürtels von *Ictalurus nebulosus* beschreibt Brousseau (1976). *I. nebulosus* striduliert bei Abduktion und Adduktion, wodurch die Anzahl der aggressiven Auseinandersetzungen zwischen dem Revierinhaber und einem Eindringling herabgesetzt wird (Rigley & Muir, 1979). Dagegen striduliert *Ictalurus punctatus* nur bei Abduktion, meistens mit der rechten Brustflosse (Fine *et al.*, 1996, 1997). Daß *Ictalurus nebulosus* nach Lundberg (1992) zur Gattung *Ameiurus* gehört, könnte den Unterschied im Stridulationsmechanismus erklären. Jedoch sind nach Eschmeyer (1998) beide Gattungsnamen für diese Species gültig. Die Sperrmechanismen des Rückenflossenstachels und der Brustflossenstacheln schützen *I. melas* weitgehend davor, von Reihern und Rothalstauchern gefressen zu werden, die ihre Beute nicht zerteilen, nicht aber vor Seeadlern, die sie zerlegen. Die beiden kleineren Vogelarten fressen überwiegend Barsche (Forbes, 1989).

Loricariidae: *Plecostomus* spec. striduliert und besitzt ein ähnliches Brustflossenskelett wie die Doradidae und Mochokidae (Pfeiffer & Eisenberg, 1965). *Peckoltia pulcher* und *Glyptoperichthys gibbiceps* stridulieren nur bei Abduktion. Bei *Pterygoplichthys* spec. beträgt die Lautdauer 250 ms, die Grundfrequenz 500 Hz, die Pausendauer 400 - 600 ms. Große Exemplare zeigen eine kürzere Laut- und Pausendauer und ein höher liegendes Frequenzspektrum als kleine (Schachner, 1977). Flossenstacheln und Schultergürtel von *Pterygoplichthys* spec. sind von enormer mechanischer Stabilität (Schaefer, 1984).

Mochokidae: *Synodontis* spec. ist bereits vor 170 Jahren als erster durch Stridulation Laute erzeugender Wels in die Literatur eingegangen (Geoffroy Saint-Hilaire, 1829). Aus Daget *et al.* (1986) geht hervor, daß es sich hierbei um *Synodontis schall* (Bloch & Schneider, 1801) handelt. Diese Species striduliert bei Abduktion und Adduktion der Brustflosse (Müller, 1857, Dufossé, 1874) wie *S. nigrita* und *S. nigriventris* (Pfeiffer & Eisenberg, 1965), *S. ocellifer* und *S. schoutedeni*. Die Befunde an *S. ocellifer* und *S. schoutedeni* entsprechen in jeder Beziehung (Lautmechanismus, Laut- und Pausendauer, Struktur der Sonagramme und Frequenzschwerpunkte) den vor 35 Jahre vom Zweit-Autor erhobenen (Pfeiffer & Eisenberg, 1965). Alle geprüften Mochokidae stridulieren schneller als die Doradidae, weshalb die Dauer ihrer Laute und Intervalle kürzer ist. Ladich (1997) konnte keinen signifikanten Unterschied in den Lautlängen zwischen diesen beiden Familien finden, was für die Abduktionslaute knapp zutrifft ($p = 0.08$). Die Adduktionslaute der Doradidae waren länger als die der Mochokidae. Zur Klärung dieser Frage sollten weitere Species beider Familien untersucht werden. Die Mochokidae besitzen außer der Brustflossen-Stridulation auch einen Springfederapparat (Sörensen, 1884, 1895; Bridge & Haddon, 1893). *S. schall* striduliert und trommelt. Er soll Laute erzeugen bei Verfolgung, „Schmerz", aggressivem Verhalten, Laichverhalten und als Reaktion auf Berührungsreize (Abu-Gideiri & Nasr, 1973).

Pangasiidae: *Pangasius sutchi* erzeugt Stridulationsgeräusche (Kaatz, 1999).

Pimelodidae: Bau und Funktion des Stridulationsapparates und des Trommelmechanismus wurden von Schachner (1977) an *Pimelodus* spec. untersucht. Schachner & Schaller (1982) zeigen, daß es sich dabei um *Rhamdia sebae* handelt und beschreiben Defensivgeräusche (Stridulation), Drohlaute (Intervalle 60 - 70 ms) und

„Störungslaute" (Trommellaute wie die Drohlaute, jedoch mit kürzeren Intervallen von nur 10 - 20 ms und höherer Frequenz). Die Stridulationsgeräusche dauern 40 - 85 ms, im Mittel 54 ms; ihr Energieschwerpunkt liegt bei 2 kHz (Schachner 1977). Die Stridulationsgeräusche von *Brachyrhamdia meesi* entstehen nur bei Abduktion der Brustflosse, wie diejenigen von *R. sebae*. Auch bei dem von Kratochvil *et al.* (1980) und Kratochvil & Völlenkle (1981) untersuchten *Pimelodus* spec. dienen die Stridulationslaute bei Rivalenkämpfen als Warnlaute, zur Revierverteidigung und bei interspecifischen Attacken. Stoß und Biß werden mit Stridulationsgeräuschen beantwortet. Akustische Drohsignale können Fluchtreaktionen auslösen. Die Trommellaute dienen der innerartlichen Verteidigung, die Stridulationslaute der Warnung. Den Feinbau der Trommelmuskeln beschreibt Dorn (1976). Die für die Lauterzeugung verantwortlichen Motoneuronen identifizierten Ladich & Fine (1994) an *Pimelodus blochi* und *P. pictus*. Drei Äste des N. occipitalis und die beiden ersten Spinalnerven versorgen das Trommelorgan, ein rostraler Ast des N. occipitalis und die beiden ersten Spinalnerven die Stridulationsmuskeln (Abduktor und Adduktor). *Pimelodus pictus* zeigte Drohverhalten gegenüber Artgenossen durch Spreizen seiner Flossen und Kiemendeckel, gleichzeitig Trommellaute erzeugend, wie von Schachner & Schaller (1982) für *Rhamdia sebae* geschildert. Auch die Strukturen des Trommelmechanismus von *P. pictus* entsprechen weitgehend der Beschreibung für *R. sebae*. In beiden Fällen handelt es sich um einen direkten Trommelmuskelapparat. Der anteriore Teil des transversalen Fortsatzes vom 4. Wirbel bildet einen Wulst, an dem der Trommelmuskel ventral entspringt. Bei beiden Species setzt der Trommelmuskel S-förmig an der ventralen Schwimmblasenwand an, wobei er bei *P. pictus* etwas weiter über den caudalen Rand der vorderen Schwimmblasenkammer hinwegzieht als bei *R. sebae*. Die Kammerung des posterioren Schwimmblasenteils ist verschieden: bei *R. sebae* treten zahlreiche Transversalsepten auf, bei *P. pictus* nur drei. Lautbildung und Funktion der Transversalsepten einschließlich des Diaphragmas der Schwimmblase wurden bereits von Sörensen (1884, 1895) beschrieben. Durch Kontraktion des Trommelmuskels wird die vordere Schwimmblasenkammer komprimiert und ihr Gasinhalt in die hintere Kammer gepreßt. Beim Entspannen des Muskels wird das Gas wieder zurückgesogen. An den Rändern der unvollständigen Transversalsepten vorbeistreichend versetzt es diese in Vibration und regt die gesamte Schwimmblase zum Schwingen an. Der kontraktierende Trommelmuskel erzeugt das Geräusch, das durch die Schwingungen von Septen und Schwimmblase verstärkt wird. Sörensen (1895) schnitt winzige Löcher in die Schwimmblasenwand, wodurch der Laut an Intensität verlor. Doch war der Laut sogar nach Entfernen der Schwimmblase noch schwach zu hören. Dagegen war nach Durchtrennung des paarigen Trommelmuskels kein Geräusch mehr wahrzunehmen. Bei *R. sebae* sind im posterioren Schwimmblasenabschnitt nur die Septen beweglich, die Schwimmblasenwand ist starr (Schachner & Schaller, 1982). Außer den Septen wird vor allem der vordere Schwimmblasenabschnitt zum Schwingen angeregt, so daß die Vibrationen beidseitig über die lateralen Fenster in der Muskulatur direkt an das umgebende Wasser abgegeben werden können. Bei der Präparation der Schwimmblase von *P. pictus* war auffallend, daß ihr posteriorer Teil stabiler ist als ihr anteriorer. Wurde die

Schwimmblase lateral eröffnet, fiel die vordere Kammer zusammen, während die hintere stabil blieb. Der posteriore Schwimmblasenteil wird durch die Transversalsepten und die festere Wand gestützt. Tavolga (1962) reizte Trommelmuskeln von *Bagre marinus* elektrisch: die zur Dauerkontraktion notwendige Frequenz beträgt 500 Hz. Die Fasern der Trommelmuskeln von *P. pictus* gehören zu den schnell zuckenden und sind dicht kapillarisiert. Ontogenetisch leiten sich die Trommelmuskeln von Myotom-Muskulatur ab, die in Richtung Peritoneum gewandert ist und sich diesem aufgelagert hat. Das Peritoneum ist an der Ansatzstelle des Trommelmuskels an der Schwimmblase mit deren Tunica externa verwachsen (Alexander, 1965). Der direkte Trommelmuskelapparat deutet darauf hin, daß *P. pictus* Trommellaute erzeugt. *Pimelodella gracilis* besitzt wie *Pimelodus pictus* beidseits je ein Fenster in der Muskulatur, Transversalfortsätze des 4. und 5. Wirbels und eine gut ausgebildete Schwimmblase. Ein Trommelmuskel konnte bei *P. gracilis* nicht gefunden werden. Da nur juvenile Weibchen untersucht wurden, ist nicht auszuschließen, daß der Trommelmuskel bei diesen Fischen entweder noch nicht entwickelt war oder nur bei Männchen existiert. Die folgenden Tatsachen sprechen gegen einen Trommelapparat bei *P. gracilis*: ein derart mächtiger Trommelmuskel, wie ihn *P. pictus* und *Arius seemani* haben, wird vermutlich bereits in einem frühen Entwicklungsstadium angelegt; die untersuchten juvenilen *P. pictus* besaßen bereits einen Trommelmechanismus. Ferner spricht die Form der Schwimmblase von *P. gracilis* gegen eine Funktion als Lautorgan. Schließlich fehlen der hinteren Schwimmblasenkammer Transversalsepten, die nach Sörensen (1895) für die Lauterzeugung notwendig sind. Die posteriore Kammer ist durch ein Longitudinalseptum zweigeteilt. Das Gas in der Schwimmblase hat nur die Möglichkeit, an den Diaphragma-Rändern entlang in eine dieser beiden hinteren Kammern zu gelangen. Zudem ist die vordere Kammer von *P. gracilis* die kleinere, im Gegensatz zu *P. pictus*. Es könnte also nur ein geringes Gasvolumen bewegt werden, um das Diaphragma und die Schwimmblasenwände zum Schwingen anzuregen. Die beiden lateralen Fenster in der Muskulatur und die knöchernen Elemente des 4. und 5. Wirbels sind für das Hören wichtig (Alexander, 1965). Diese Fenster verringern den Widerstand der Körperwand, so daß die Schwimmblase Schallschwingungen fast ungedämpft aufnehmen kann, um sie über die ihr craniad-dorsad aufliegenden Weberschen Knöchelchen an das Innenohr weiterzuleiten.

Plotosidae: Burgess (1989) zitiert Beschreibungen von *Plotosus lineatus*, in denen diese Species auch „bumblebee catfish" (Hummelwels) genannt wird. Demnach soll ein Summen hörbar sein, sobald man diese Welse aus dem Wasser fischt. Auch bei Störungen im Wasser wurden solche Geräusche vernommen. Da ein Schwimmblasenmechanismus bei dieser Species nicht beschrieben wurde, könnte es sich um Stridulationslaute handeln.

Siluridae: Stridulationsgeräusche wurden für diese Familie bisher nicht beschrieben. Bei Hawkins (1986) findet sich aber folgende Bemerkung: „Some catfish of the family Siluridae produce a squeak when the enlarged pectoral spines are moved." Da eine Quellenangabe fehlt, handelt es sich möglicherweise um eine Verwechslung mit anderen Welsfamilien.

Sisoridae: Im Gegensatz zu allen anderen Welsfamilien stridulieren die beiden bisher untersuchten Sisoridae nicht mit den Brustflossen, sondern mit der Rückenflosse, wie von Haddon (1881) an *Gagata gagata* entdeckt und von Mahajan (1963) an *Sisor rhabdophorus* bestätigt. Die Lauterzeugung geschieht bei Abduktion und Adduktion der Rückenflosse und dient vermutlich dazu, Beutegreifer vor der Gefährlichkeit oder Ungenießbarkeit des Fisches wegen seiner kräftigen Brustflossenstacheln und seines Rückenflossenstachels zu warnen.

Trommelmechanismen sind nach der Stridulation die häufigste Form der Lauterzeugung. Die Frage, ob die Schwimmblase für die Lauterzeugung notwendig ist, wird unterschiedlich beantwortet, obwohl es auch lauterzeugende Fische ohne Schwimmblase gibt. Während die Schwimmblase schon früh als hydrostatisches Organ erkannt wurde (Boyle, 1670, 1675; Ray, 1675), ist ihre große Bedeutung für Hörvermögen, Weberschen Apparat, Lauterzeugung und akustische Kommunikation erst seit dem 19. und 20. Jahrhundert bekannt: (1) *Hörvermögen* (anatomisch): Weber, 1820; Reissner, 1859; Bridge & Haddon, 1893; Chranilov, 1929 und Chardon, 1968; (physiologisch) von Frisch & Stetter, 1932; Poggendorf, 1952 und Weiss *et al*., 1969; (Reviews) Harden Jones & Marshall, 1953; Alexander, 1964, 1965, 1966; Popper & Fay, 1973, 1993; Rogers *et al*., 1988 und Schellart & Wubbels, 1998; (2) *Lauterzeugung* (anatomisch): Müller, 1857; Dufossé, 1874; Moreau, 1876; Sörensen, 1884, 1895 und Bridge & Haddon, 1889; (Reviews) Harden Jones & Marshall, 1953; Schneider, 1961, 1967 und Demski, *et al*., 1973; (3) *akustische Kommunikation* (Reviews): Tavolga, 1960, 1971a, 1977, Fine, *et al*., 1977; Myrberg, 1981; Hawkins & Myrberg, 1983; Michelsen, 1983; Urick, 1983 und Tyack, 1998.

Die Schwimmblase ist bei der Lauterzeugung durch Trommelmechanismen der Siluroidei beteiligt (Müller, 1857; Tavolga, 1962; Ladich, 1997). Durch ihre Gasfüllung fungiert sie als Impedanzwandler zwischen den Trommelmuskeln und dem Wasser und verstärkt so die erzeugten Schwingungen. Es wird diskutiert, ob dabei diejenigen Frequenzen am besten verstärkt werden, die ihrer Resonanzfrequenz entsprechen (Demski *et al*., 1973). Kaatz (1995) fand bei mehreren Species der Auchenipteridae und Doradidae Korrelationen zwischen der Schwimmblasengröße und der Hauptfrequenz der erzeugten Laute. Bei Fischarten außerhalb der Siluroidei wurde festgestellt, daß größere Exemplare tiefere Laute hervorbringen. Dies wird auf veränderte Resonanzeigenschaften der Schwimmblase zurückgeführt (Demski *et al*., 1973), da die Resonanzfrequenz mit zunehmendem Volumen der Schwimmblase sinkt (Urick, 1983). Es muß dabei berücksichtigt werden, daß die Schwimmblase von verschiedenen Geweben umgeben ist, die Schwingungsdämpfungen bewirken und ihre Resonanzeigenschaften beeinflussen. Bei Stridulationsgeräuschen ist die Beteiligung der Schwimmblase umstritten: in der Lautstärke besteht außerhalb des Wassers bei intakten Doradidae und Mochokidae einerseits und Exemplaren mit eröffneter Schwimmblase andererseits kein Unterschied (Pfeiffer & Eisenberg, 1965). Zur selben Ansicht kamen Fine *et al.* (1997) bei Untersuchungen an *Ictalurus punctatus*: hier spielt die Schwimmblase bezüglich Frequenzspektrum und Amplitude der Stridulationslaute zumindest keine Hauptrolle, während eher der Schultergürtel auf die

Frequenzverteilung Einfluß nimmt. Andererseits ergaben Untersuchungen an *Corydoras paleatus*, daß die Hauptfrequenz der Stridulationslaute mit zunehmender Körpermasse abnimmt (Pruzsinsky & Ladich 1998). Es wäre möglich, daß hier veränderte Resonanzeigenschaften der Schwimmblase eine Rolle spielen. Ob stridulierende Fische die Resonanzfrequenz ihrer Schwimmblase modulieren, wurde bisher nicht untersucht (Zelick *et al.*, 1999).

Lauterzeugung und Phylogenie

Wichtige Fragen zu den Welsen (Berg, 1958; Nelson, 1976; Burgess, 1989) sind ungelöst. Über die Phylogenie und das Natürliche System gibt es verschiedene, zum Teil konträre Meinungen (Eigenmann & Eigenmann, 1890; Regan, 1911, Greenwood *et al.*, 1966; Rosen & Greenwood, 1970; Roberts, 1973; Lauder & Liem, 1983; Fink & Fink, 1981, 1996; Schaefer, 1987). Die Klassifizierung in Familien sowie die Anzahl der Gattungen und Species hat sich laufend verändert (Tab. 3; Mo, 1991; Nelson, 1994; Teugels, 1996). Auch die Verbreitungsgeschichte der Welse ist unklar: diskutiert werden primäre Zentren in Südamerika und Südostasien, ein sekundäres Zentrum in Afrika (Gosline, 1975) oder Entstehung in Südamerika bzw. Südostasien (Novacek & Marshall, 1976; Briggs, 1979). Die Fossilgeschichte ist ebenfalls unbefriedigend; vermutlich war die interkontinentale Verbreitung schon vor dem Eozän abgeschlossen (Gosline, 1975). Innerhalb der Siluroidei gibt es so viel Parallel-Evolution, daß die phylogenetischen Zusammenhänge bei unserem gegenwärtigen Wissensstand unklar bleiben (Alexander, 1965; Teugels, 1996; de Pinna, 1998).

In ihrer Kommunikation zeigen die Welse ein vielfältiges Bild. Sie verfügen über mindestens 6 verschiedene Möglichkeiten der Lauterzeugung (Tab. 3): (1) Stridulation durch Abduktion der Brustflossen (Ariidae, Callichthyidae, Ictaluridae, Loricariidae, Pimelodidae), (2) Stridulation durch Abduktion *und* Adduktion der Brustflossen (Aspredinidae, Bagridae, Doradidae, Ictaluridae, Mochokidae), (3) Stridulation mit der Rückenflosse (Sisoridae), (4) pneumatische Mechanismen durch Luftausstoßen über die Kiemenspalten (*Hemibagrus nemurus*), (5) direkter Trommelmechanismus (*Pimelodus pictus*) und (6) indirekter Trommelmechanismus oder Springfederapparat (*Arius seemani*). Innerhalb der Familien und Gattungen können verschiedene Mechanismen auftreten oder fehlen. Bei den Loricariidae gibt es neben stridulierenden Species nichtstridulierende, sogar innerhalb derselben Unterfamilie (Ancistrinae; Schaefer 1987). Doch sind die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Loricariidae ungeklärt. Nach Untersuchungen mit Hilfe der rRNA-Sequenzierung sind alle Unterfamilien außer den Loricariinae paraphyletisch (Montoya-Burgos *et al.* 1998).

Bei den Bagridae stridulieren *Mystus gulio* und *M. vittatus*, während *H. nemurus* mit Hilfe der Kiemenspalten quietscht. Auch der Stridulationsmechanismus kann in derselben Familie wechseln (Ictaluridae: *Ameiurus*, *Ictalurus*). Innerhalb derselben Species treten stridulierende und nichtstridulierende Individuen auf, wobei der Anteil der stridulierenden Exemplare unterschiedlich ist. Die einzelnen Parameter der Geräusche wie Häufigkeit, Wiederholungsrate, Laut- und Intervalldauer, Laut-

stärke oder Frequenzanteile variieren bei Familien, Arten, Angehörigen derselben Species und sogar bei ein und demselben Individuum. Die an einer Species erhobenen Befunde lassen sich weder für eine Familie noch für eine Gattung verallgemeinern.

Die weite Verbreitung der Lauterzeugung durch Stridulation der Brustflossen sowie die weitgehend ähnliche strukturelle Ausbildung des Stridulationsapparates deuten daraufhin, daß dieser Mechanismus bei manchen Familien sekundär teilweise oder ganz verlorengegangen ist. Die Stridulationsmechanismen Abduktion und Adduktion der Brustflossen sind sowohl gemeinsam als auch allein (nur Abduktion) in allen größeren Verwandtschaftsgruppen zu finden (de Pinna, 1998; Tab. 3). Entsprechende Untersuchungen der Basisgruppen der Welse (Diplomystidae, Cetopsidae u.a.) liegen bisher nicht vor. Stridulationslaute treten außer bei Störungen auch beim Fortpflanzungsverhalten mancher Species auf (Mayr, 1987; Pruzsinsky & Ladich, 1998; Kaatz & Lobel, 1999). Es gibt Hinweise, daß der Lauterzeugungsapparat bei diesen Species sekundär abgewandelt wurde (Kaatz & Stewart, 1997).

Die Schwimmblasenmechanismen sind unterschiedlich gestaltet, doch nicht familiencharakteristisch, wie Ladich (1997) meint. Bei den Pimelodidae besitzt *Pimelodus pictus* einen Trommelmechanismus, *Pimelodella gracilis* nicht. Es könnte sich dabei um einen Unterschied zwischen Unterfamilien handeln, da *Pimelodus* zu den Pimelodinae, *Pimelodella* aber zu den Rhamdiinae (Teugels, 1996) gestellt wird. Die letztgenannte Gruppe wird von de Pinna (1998) als Heptapterinae bezeichnet, deren Phylogenie ungeklärt ist. Doch treten auch innerhalb derselben Unterfamilie (Pimelodinae, *Calophysus*-Gruppe) Species mit und ohne Schwimmblasenmuskeln auf (Stewart, 1986; de Pinna, 1998). Weder bei den Basisgruppen Diplomystidae, Cetopsidae noch bei der nächsthöheren, 12 Familien umfassenden, Gruppe (Loricariidae-Callichthyidae-Aspredinidae-Trichomycteridae u.a.; de Pinna, 1998) ist bisher ein Trommelmuskelapparat gefunden worden.

Lauterzeugung und Schreckreaktion

Die Schreckreaktion auf Schreckstoff aus der Haut von Artgenossen wurde von Karl von Frisch (1938) an der Elritze *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cyprinidae) entdeckt und später auch an fünf anderen Species der Cyprinidae nachgewiesen. Hautextrakt von 20 weiteren Species einheimischer Cyprinidae und zwei Species der Cobitidae löste bei Elritzenschwärmen ebenfalls eine Schreckreaktion aus. Dagegen waren die Häute von allen Fischen, die nicht zu den Cyprinidae und Cobitidae gehören, darunter der nordamerikanische Zwergwels *Ameiurus nebulosus*, unwirksam. Der einzige Versuch mit diesem Wels endete negativ (von Frisch, 1941a,b). Zwei Schüler von Karl von Frisch setzten die von ihm begonnenen Versuche über die Verbreitung der Schreckreaktion fort: F. Schutz (1956) und W. Pfeiffer (1960 bis heute). Nach Schutz (1956) ist die Schreckreaktion unter den Cyprinidae allgemein verbreitet, selbst wenn es sich nicht um ausgesprochene Schwarmbildner handelt. „Die gleiche Reaktion findet sich auch bei kleineren, friedlich lebenden und schwarmbildenden Characidae." Auch alle vier Versuchsgruppen von *Ameiurus nebulosus* zeigten in acht Versuchen immer ein positives Ergebnis, das Schutz (1956)

jedoch als unspezifische Reaktion „von mehr ausweichendem als schreckhaftem Charakter" betrachtete: „Trotz der Höhe der Konzentration der arteigenen Hautextrakte waren alle Reaktionen immer nur kurz und ohne nachhaltige Wirkung." Schutz (1956) war der Auffassung, daß eine Schreckreaktion bei den Zwergwelsen bemerkenswert wäre, weil die jüngeren Fische in Schulen zusammenhalten. Auch die kleinen Panzerwelse *Corydoras paleatus* (Callichthyidae) schwammen immer in einer Gruppe und zeigten auf ihren Hautextrakt „leicht schreckhaftes Verhalten." Ihre Reaktionsweise erzeugte bei Schutz (1956) jedoch den Eindruck, „daß es sich wie beim Zwergwels um eine unspezifische Reaktion handelt".

Pfeiffer (1960) zeigte in fünf Versuchen an zwei Schwärmen des indischen Glaswelses *Kryptopterus bicirrhis* (Siluridae) erstmals, daß auch Siluroidei eine Schreckreaktion besitzen, die derjenigen der Cypriniformes und Characiformes gleichzusetzen ist. Dieses Ergebnis hat sich später an dieser und anderen Species der Welse bestätigt (Pfeiffer, 1963a; Pfeiffer *et al.*, 1986; Heyd & Pfeiffer, in Vorbereitung) und beweist, daß die Schreckreaktion bei den Ostariophysen (*sensu* Sagemehl 1885) allgemein verbreitet ist. Die Entdeckung der Schreckreaktion bei den Gonorynchiformes (Pfeiffer 1967) fügt sich in das System von Rosen & Greenwood (1970) ein, wonach die Ostariophysen *sensu* Sagemehl (1885) als Otophysi mit den Anotophysi (*alias* Gonorynchiformes) als Ostariophysi zusammengefaßt werden. Alle analogen Alarm-Pheromon-Systeme von nichtostariophysen Fischen (Cottidae, Gobiidae, Percidae) unterscheiden sich tiefgreifend von der Schreckreaktion der Ostariophysi (Smith, 1992). Nur die Ostariophysi (*sensu* Rosen & Greenwood, 1970) besitzen in ihrer Epidermis Schreckstoffzellen (Pfeiffer, 1960; Pfeiffer *et al.*, 1971), denen der Schreckstoff entstammt (Pfeiffer, 1960, 1963a, 1967; Smith, 1973, 1976a,b).

Ob die Schreckstoffzellen noch weitere Funktionen haben, wie von Pfeiffer (1967, 1970) für solitäre, nachtaktive Welse vermutet, ist nicht entschieden. Um die besondere Situation der Siluroidei, was ihre Schreckreaktion anbetrifft, zu verstehen, werfen wir zunächst einen Blick auf die anderen, wesentlich intensiver untersuchten Ostariophysi:

(1) Innerhalb der Cypriniformes wurde die Schreckreaktion bei allen mehr als 53 bisher geprüften Species aus fünf Familien gefunden, mit alleiniger Ausnahme des blinden Höhlenfisches *Caecobarbus geertsi*. Sie existiert bei allen tagaktiven Cyprinidae, auch bei bodenlebenden Species, sowie bei den Catostomidae, Cobitidae, Gyrinocheilidae und Homalopteridae. Auch die beiden räuberisch lebenden Cyprinidae *Leuciscus cephalus* und *Ptychocheilus oregonense* haben zumindest als Jungfische eine Schreckreaktion (Pfeiffer 1977).

(2) Innerhalb der Characiformes dagegen wurde die Schreckreaktion nur bei $^{2}/_{3}$ der mehr als 50 geprüften Species gefunden. Es gibt hier Familien bzw. Unterfamilien, für welche die Schreckreaktion bisher nicht nachgewiesen werden konnte, nämlich die Chilodontidae, Lebiasinidae, Mylinae und Serrasalminae. Während das Fehlen der Schreckreaktion bei den räuberischen Piranhas verständlich ist, gilt dies nicht für die ihnen nahverwandten pflanzenfressenden und friedlichen Mylinae, es sei denn, man hält die Mylinae für Abkömmlinge der Serrasalminae. Beide, Serrasalm-

inae und Mylinae, besitzen Schreckstoffzellen und Schreckstoff, doch fehlt ihnen im ZNS die Fähigkeit, auf den Schreckstoff zu reagieren. Entsprechendes gilt für den blinden Höhlensalmler *Anoptichthys jordani* (Pfeiffer, 1967, 1977).

(3) Allen untersuchten Gymnotoidei fehlen Schreckstoffzellen und Schreckreaktion (Pfeiffer, 1963a, 1967).

(4) Bei *allen* 7 histologisch geprüften Gattungen der Anotophysi aus 4 Familien wurden Schreckstoffzellen gefunden. Für die beiden im Verhaltensexperiment getesteten Gattungen wurde die Schreckreaktion nachgewiesen. Von besonderer Bedeutung ist die wechselseitige Wirksamkeit des Schreckstoffs zwischen Otophysi und Anotophysi (Pfeiffer, 1967).

Von den ca. 33 Familien der Siluroidei wurden bisher 22 bezüglich ihrer Schreckstoffzellen untersucht. Bei 20 Welsfamilien wurden sie gefunden (Tab. 3), nur die Aspredinidae und Loricariidae führen keine (Pfeiffer, 1963c, 1977). Den Aspredinidae fehlen darüber hinaus sogar die Mauthner-Axone und damit der „Mauthner-Reflex", mit dem jede Schreckreaktion beginnt (Göhner & Pfeiffer, 1996, Pfeiffer *et al.*, 1986). Im Gegensatz zu den intensiv untersuchten Cypriniformes und Characiformes wurden bisher nur verhältnismäßig wenige Species und Familien der Siluroidei bezüglich ihrer Schreckreaktion geprüft (Pfeiffer, 1977), aus verständlichen Gründen, wie die Ergebnisse von Karl von Frisch (1938, 1941a, b) und Schutz (1956) zeigen. Die Schreckreaktion wurde bei Angehörigen der Clariidae, Ictaluridae, Mochokidae und Pimelodidae gesehen. Mit Sicherheit nachgewiesen, videotechnisch aufgezeichnet und analysiert wurde sie für *Kryptopterus bicirrhis* (Siluridae), *Pangasius sutchi* (Pangasiidae), *Eutropiellus vanderweyeri* (Schilbeidae), *Corydoras paleatus* (Callichthyidae) und *Plotosus lineatus* (Plotosidae) (Pfeiffer, 1960, 1963a, 1977; Pfeiffer *et al.*, 1986, Heyd & Pfeiffer, in Vorbereitung).

Die Mehrzahl der Species und Familien der Welse sind abgeflachte Bodenfische mit hohem spezifischen Gewicht und unterständigem Maul, nachtaktiv und kleinäugig, mit Barteln als Trägern von Tast- und Geschmacksorganen und einem hervorragenden Hörvermögen. Sie sind meist solitär und wehrhaft durch kräftige Stacheln der Rückenflosse und der Brustflossen, die mit Sperrmechanismen ausgestattet und als Stridulationsapparate prädestiniert sind. Die meisten Welse ernähren sich von kleinen Invertebraten, einige sind Räuber, andere Algen- und Detritusfresser. Ihre nächtliche Aktivität und ihr Bodenleben teilen sie mit den Gymnotoidei, mit denen die Aspredinidae und Loricariidae auch das Fehlen von Schreckstoffzellen sowie mehrere andere Welsfamilien den Besitz von Elektrorezeptoren („small pit organs") gemeinsam haben. Ihre Lebensweise als solitäre nachtaktive Bodenfische unterscheidet die meisten Siluroidei und alle Gymnotoidei deutlich von den gewöhnlich gesellig lebenden, tagaktiven, größtenteils pelagischen Cypriniformes, Characiformes und Anotophysi. Die Welsarten mit der am deutlichsten ausgeprägten Schreckreaktion sind ebenfalls tagaktive Schwarmfische oder zumindest als Jungfische in Gruppen lebend. Sie erinnern durch ihr Aussehen und ihre Lebensweise an die große Mehrzahl der Cypriniformes und Characiformes. *Corydoras* ist zwar bodenlebend, doch tagaktiv und besonders in der Jugend in Gruppen lebend. *Synodontis* hat wie die Bodenfische ein unterständiges Maul, ist jedoch pelagisch und nimmt Nah-

rung von der Wasseroberfläche rückenschwimmend auf. *S. nigriventris* ist dementsprechend sogar invers pigmentiert, wie sein Name verrät. Auch junge Ictaluridae und Pimelodidae bilden Schulen. Die pelagischen *Eutropiellus*, *Kryptopterus*, *Pangasius* und *Plotosus* sind tagaktiv und zumindest als Jungtiere ausgesprochene Schwarmfische. Weil die Schreckreaktion ihre Aufgabe nur bei schwarmbildenden, tagaktiven Fischen voll erfüllen kann, ist sie bei solitären, nachtaktiven Species nicht zu erwarten. Der Schreckstoff dient nicht dem Sender, sondern allein den Empfängern. Selektioniert wird nicht das Individuum, sondern die Gruppe. Nur wenn alle Schwarmmitglieder gemeinsamer Abstammung wären, kann man von „kin"-Selektion sprechen; meist handelt es sich um Gruppen-Selektion. Solitäre, mit kräftigen Stacheln bewehrte Fische schützen sich selbst. Im Gegensatz zu den nachtaktiven, meist kleinäugigen Welsen sind die tagaktiven Species großäugig, was zu der Tatsache paßt, daß die Schreckreaktion visuell übertragen wird.

Lauterzeugung durch Stridulation ist von mindestens 14 Welsfamilien bekannt, Trommelmechanismen von 8 Familien (Tab. 3). In 7 Familien treten beide Mechanismen auf. Der elektrische Zitterwels besitzt einen Trommelapparat (Müller, 1842), ohne zu stridulieren. Er wehrt sich mit seinen starken Entladungen, wie sonst nur Zitterrochen und Zitteraal. Von den trommelnden *und* stridulierenden Familien besitzen die Mochokidae und Pimelodidae die Schreckreaktion, von den *nur* stridulierenden die Ictaluridae und Callichthyidae. Während den stridulierenden Aspredinidae und Loricariidae Schreckstoffzellen *und* Schreckreaktion fehlen, sind von den pelagischen Welsen mit besonders gut ausgebildeter Schreckreaktion nur vereinzelt Stridulationsmechanismen bekannt. Schreckreaktion und Lauterzeugung schließen einander zwar nicht aus, aber es ist auffallend, daß sie entsprechend der Lebensweise der Fische verbreitet sind. Viele nachtaktive, bodenlebende, wehrhafte, solitäre Welse können durch Stridulation Abwehrlaute erzeugen. Die tagaktiven, schwarmbildenden Welse zeigen eine Schreckreaktion. Doch ist es gegenwärtig wenig ratsam, einen nur an wenigen Species erhobenen Befund für eine ganze Familie zu verallgemeinern. Aufgrund unvollständiger Untersuchung ist unser bisheriges Bild lückenhaft. Deshalb sollten Schlüsse über den Zusammenhang zwischen dem Auftreten von Lauterzeugungsmechanismen einerseits und dem Vorkommen der Schreckreaktion andererseits nur mit Vorsicht gezogen werden.

DANKSAGUNG

Wir danken Dr. R. Britz und Dr. H.-J. Franke für Hilfe in taxonomischen Fragen sowie Prof. Dr. R. Apfelbach, Prof. Dr. E. Müller, Dr. R. Triebskorn, H. Casper und I. Kaipf für technische Unterstützung.

LITERATUR

ABU-GIDEIRI, Y. B. & NASR, D. H. 1973. Sound production by *Synodontis schall* (Bloch-Schneider). *Hydrobiologia* 43: 415-428.

AGASSIZ, L. J. R. 1852. (Manner of producing sounds in catfish). 335th Meeting, august 6, 1850. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 2: 238.

AGRAWAL, V. P. & SHARMA, R. S. 1965. Sound producing organs of an Indian catfish, *Heteropneustes fossilis. The Annals and Magazine of Natural History 13th Series* 8: 339-344.

ALEXANDER, R. MCN. 1964. The structure of the Weberian Apparatus in the Siluri. *Proceedings of the Zoological Society of London* 142: 419-440.

ALEXANDER, R. MCN. 1965. Structure and function in the catfish. *Journal of Zoology* 148: 88-152.

ALEXANDER, R. MCN. 1966. Physical aspects of swimbladder function. *Biological Reviews* 41: 141-176.

ARISTOTELES. 1856. Aristoteles Thiergeschichte (pp. 608-609). *In*: Osiander, C. N. v. & Schwab, G. (eds.). Aristoteles Werke. III. Schriften zur Naturphilosophie. Thiergeschichte in zehn Büchern, Bd. 2. *Verlag der J. B. Metzler'schen Buchhandlung, Stuttgart.*

BASS, A. H. 1989. Evolution of vertebrate motor systems for acoustic and electric communication: peripheral and central elements. *Brain, Behavior and Evolution* 33: 237-247.

BERG, L. S. 1958. System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. *VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin*, 310 pp.

BIRKHEAD, W. S. 1972. Toxicity of stings of ariid and ictalurid catfishes. *Copeia* 1972: 790-807.

BOYLE, R. 1670. New pneumatic experiments about respiration. *Philosophical Transactions, London* 5: 2011-2056.

BOYLE, R. 1675. A conjecture concerning the bladders of air that are found in fishes. *Philosophical Transactions, London* 10: 310-311.

BREDER, C. M. JR. 1968. Seasonal and diurnal occurences of fish sounds in a small Florida bay. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 138: 325-378.

BRIDGE, T. W. & HADDON, A. C. 1889. Contributions to the anatomy of fishes. I. The air-bladder and Weberian ossicles in the Siluridae. *Proceedings of the Royal Society of London* 46: 309-328.

BRIDGE, T. W. & HADDON, A. C. 1893. Contributions to the anatomy of fishes. II. The air-bladder and Weberian ossicles in the siluroid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 184: 65-324.

BRIDGE, T. W. & HADDON, A. C. 1894. Note on the production of sounds by the air-bladder of certain siluroid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London* 55: 439-441.

BRIGGS, J. C. 1979. Ostariophysan zoogeography: an alternative hypothesis. *Copeia* 1979: 111-118.

BROUSSEAU, R. A. 1976. The pectoral anatomy of selected Ostariophysi. *Journal of Morphology* 150: 79-116.

BURGESS, W. E. 1989. An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes. *T.F.H. Publications Inc., Neptune City*, 784 pp.

BURKENROAD, M. D. 1931. Notes on the sound producing marine fishes of Louisiana. *Copeia* 1931: 20-28.

CHARDON, M. 1968. Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Musée Royal de l'Afrique Centrale-Tervuren, Belgique Annales Sciences Zoologiques* 169: 1-277.

CHRANILOV, N. S. 1929. Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates der Ostariophysi. 2. Der Weber'sche Apparat bei Siluroidea. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* 51: 323-462.

CUVIER, G. & VALENCIENNES, A. 1840. Histoire naturelle des poissons, vol. 15 (p. 187). *Verlag Pitois-Levrault, Paris.*

Daget, J., Gosse, J.-P. & Thys van den Audenaerde, D. F. E. 1986. Check-list of the freshwater fishes in Africa, vol. 2 (pp. 143-145). *ISNB - Bruxelles, MRAC - Tervuren & ORSTOM - Paris*, XIV + 520 pp.

Day, F. 1881. Instincts and emotions in fish. *The Journal of the Linnean Society of London* 15: 31-58.

Day, F. 1958. The fishes of India; being a natural history of the fishes known to inhabit the seas and fresh waters of India, Burma and Ceylon, vol. 1 (p. 485). *Dawson & Sons, London* (reprint).

Demski, L. S., Gerald, J. W. & Poppers, A. N. 1973. Central and peripheral mechanisms of teleost sound production. *American Zoologist* 13: 1141-1167.

Dobrin, M. B. 1947. Measurements of underwater noise produced by marine life. *Science* 105: 19-23.

Dorn, E. 1976. Über den Feinbau von Trommelmuskeln bei Pimelodiden und Doradiden (Teleostei, Siluroidei). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 1976: 245.

Dufossé, M. 1874. Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons d'Europe et sur les organes producteurs de ces phénomènes acoustiques ainsi que sur les appareils de l'audition de plusiers de ces animaux. *Annales des Sciences Naturelles. 5e Série. Zoologie et Paléontologie* 20: 115-134.

Eigenmann, C. H. & Eigenmann, R. S. 1890. A revision of the South American Nematognathi or cat-fishes. *Occasional Papers of the Californian Academy of Sciences* 1: 7.

Eschmeyer; W. N. (ed.) 1998. Catalog of Fishes. *California Academy of Sciences, San Francisco*, 2905 pp.

Fine, M. L., Friel, J. P., McElroy, D., King, C. B., Loesser, K. E. & Newton, S. 1997. Pectoral spine locking and sound production in the channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Copeia* 1997: 777-790.

Fine, M. L., McElroy, D., Rafi, J., King, C. B., Loesser, K. E. & Newton, S. 1996. Lateralization of pectoral stridulation sound production in the channel catfish. *Physiology and Behavior* 60: 753-757.

Fine, M. L., Winn, H. E. & Olla, B. L. 1977. Communication in fishes (pp. 472-518). *In*: Sebeok, T. A. (ed.). How animals communicate. *Indiana University Press, Bloomington*, XXI + 1128 pp.

Fink, S. V. & Fink, W. L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society* 72: 297-353.

Fink, S. V. & Fink, W. L. 1996. Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei) (pp. 209-249). *In*: Stiassny, M. L. J., Parenti, L. R. & Johnson, G. D. (eds.). Interrelationships of fishes. *Academic Press, New York*, XIII + 496 pp.

Forbes, L. S. 1989. Prey defences and predator handling behaviour: the dangerous prey hypothesis. *Oikos* 55: 155-158.

Franke, H.-J. 1985. Handbuch der Welskunde. *Landbuch-Verlag, Hannover*, 335 pp.

Frisch, K. von. 1923. Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift. Biologisches *Zentralblatt* 43: 439-446.

Frisch, K. von. 1938. Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes. *Naturwissenschaften* 26: 601-606.

Frisch, K. von. 1941a. Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* 29: 321-333.

Frisch, K. von. 1941b. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 29: 46-145.

Frisch, K. von & Stetter, H. 1932. Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 17: 686-801.

GAINER, H. 1967. Neuromuscular mechanisms of sound production and pectoral spine locking in the banjo catfish, *Bunocephalus* species. *Physiological Zoology* 40: 296-306.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, I. 1829. Histoire naturelle des poissons du Nil (pp. 318-319). *In*: Panckouke, C. L. F. (ed.). Description de l'Egypte, vol. 24. *Paris*, 579 pp.

Göhner, M. & Pfeiffer, W. 1996. Über die Verbreitung der Mauthner Axone bei Fischen und Amphibien und ihren Zusammenhang mit der Schreckreaktion der Ostariophysi und Anura. *Revue Suisse de Zoologie* 103: 859-891.

GOSLINE, W. A. 1975. The palatine-maxillary mechanism in catfishes, with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 120: 1-31.

Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H. & Myers, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 131: 339-456.

HADDON, A. C. 1881. On the stridulating apparatus of *Callomystax gagata*. *Journal of Anatomy and Physiology* 15: 322-326.

HARDEN JONES, F. R. & MARSHALL, N. B. 1953. The structure and function of the teleostean swimbladder. *Biological Reviews* 28: 16-83.

HAWKINS, A. D. 1986. Underwater sound and fish behaviour (pp. 114-151). *In*: Pitcher, T. J. (ed.). The Behaviour of Teleost Fishes. *Croom Helm, London*, 553 pp.

HAWKINS, A. D. & MYRBERG, A. A. 1983. Hearing and sound communication under water (pp. 347-405). *In*: Lewis, B. (ed.). Bioacoustics. A comparative approach. *Academic Press, London*, X + 493 pp.

INNES, W. T. 1956. Exotic aquarium fishes. *Innes Publishing Company, Philadelphia*, ed. 19, 541 pp.

KAATZ, I. M. 1995. The evolution of sound signal design in arioid catfishes: swimbladder morphology and ecological constraints. *American Zoologist* 35 (5), 16a.

KAATZ, I. M. 1999. The behavioral and morphological diversity of sound communication systems in a clade of tropical catfishes, with comparison to ten additional acoustic catfish families (Order Siluriformes, superfamily Arioidei). Doctoral dissertation, *Syracuse, New York*, 365 pp.

KAATZ, I. M. & LOBEL, P. S. 1999. Acoustic behavior and reproduction in five species of *Corydoras* catfishes (Callichthyidae). *Biological Bulletin*, 197: 241.

KAATZ, I. M. & STEWART, D. J. 1997. The evolutionary origin and functional divergence of sound production in catfishes: stridulation mechanisms. *American Zoologist* 37, 137a.

KARLSON, P. M. & LÜSCHER, M. 1959. „Pheromones": a new term for a class of biologically active substances. *Nature (London)* 183: 55-56.

KASTBERGER, G. 1977. Der Trommelapparat der Doradidae (Siluriformes, Pisces). *Zoologische Jahrbücher: Allgemeine Zoologie und Physiologie* 81: 281-309.

KASTBERGER, G. 1978. Produçáo de sons em Doradideos e Auchenopterideos (Siluriformes, Pisces). *Acta Amazonica* 8: 455-468.

KRATOCHVIL, H., SCHACHNER, G. & VÖLLENKLE, W. 1980. Stridulations- und Trommelmuskellaute beim Aggressionsverhalten von *Pimelodus* sp. (Siluridae, Pisces). *Wissenschaftlicher Film Wien* 25: 23-27 (Ctf 1634).

KRATOCHVIL, H. & VÖLLENKLE, W. 1981. Bewegung der Brustflossen beim Stridulieren von *Pimelodus* sp. (Siluridae, Pisces). *Wissenschaftlicher Film Wien* 26: 49-53 (Z 1627).

LADICH, F. 1997. Comparative analysis of swimbladder (drumming) and pectoral (stridulation) sounds in three families of catfishes. *Bioacoustics* 8: 185-208.

LADICH, F. & FINE, M. L. 1994. Localization of swimbladder and pectoral motoneurons involved in sound production in pimelodid catfish. *Brain, Behavior and Evolution* 44: 86-100.

LAUDER, G. V. & LIEM, K. F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 150: 95-197.

LILEY, N. R. 1982. Chemical communication in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 22-35.

LUNDBERG, J. G. 1992. The phylogeny of Ictalurid catfishes: a synthesis of recent work (pp. 392-420). *In*: Mayden, R. L. (ed.). Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes. *Stanford University Press*, Stanford, XXVI + 969 pp.

LUNDBERG, J. G. & MCDADE, L. A. 1986. On the south american catfish *Brachyrhamdia imitator* Myers (Siluriformes, Pimelodidae), with phylogenetic evidence for a large intrafamilial lineage. *Notulae naturae of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 463: 1-24.

MAHAJAN, C. L. 1963. Sound producing apparatus in an Indian catfish *Sisor rhabdophorus* Hamilton. *Journal of the Linnean Society of London* 44: 721-724.

MARKL, H. 1968. Das Schutzverhalten eines Welses (*Hassar orestis* Steindachner) gegen Angriffe von Piranhas (*Serrasalmus nattereri* Kner). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 26: 385-389.

MAYR, M. 1987. Verhaltensbeobachtungen an *Hoplosternum thoracatum*, mit besonderer Berücksichtigung des Lautverhaltens. *Dissertation, Wien*, 103 pp.

MICHELSEN, A. 1983. Biophysical basis of sound communication (pp. 3-38). *In*: Lewis, B. (ed.). Bioacoustics. A comparative approach. *Academic Press, London*, X + 493 pp.

MO, T. 1991. Anatomy, relationships and systematics of Bagridae (Teleostei) with a hypothesis of siluroid phylogeny. *Koeltz Scientific Books, Koenigstein*, VII + 216 pp.

MONTOYA-BURGOS, J.-I., MULLER, S., WEBER, C. & PAWLOWSKI, J. 1998. Phylogenetic relationships of the Loricariidae (Siluriformes) based on mitochondrial rRNA gene sequences (pp. 363-374). *In*: Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z., M. S. & Lucena, C. A. S. (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. *EDIPUCRS, Porto Alegre*, X + 603 pp.

MOREAU, A. 1876. Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. *Annales des Sciences naturelles; 6. Série, Zoologie et Paléontologie* 4: 1-85.

MÜLLER, J. 1842. Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische, mit Bezug auf einige neue Fischgattungen. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin* 1842: 307-329.

MÜLLER, J. 1857. Über die Fische, welche Töne von sich geben und die Entstehung dieser Töne. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin* 1857: 249-279.

MYRBERG, A. A. 1981. Sound communication and interception in fishes (pp. 395-426). *In*: Tavolga, W. N., Popper, A. N. & Fay, R. R. (eds.). Hearing and Sound Communication in Fishes. *Springer, New York*, XVI + 608 pp.

NAWAR, G. 1954. On the anatomy of *Clarias lazera*. 1. Osteology. *Journal of Morphology* 94: 551-585.

NELSON, J. S. 1994. Fishes of the world. *John Wiley, New York*, ed. 3, 416 pp.

NOVACEK, M. J. & MARSHALL, L. G. 1976. Early biogeographic history of ostariophysan fishes. *Copeia* 1976: 1-12.

PFEIFFER, W. 1960. Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 43: 578-614.

PFEIFFER, W. 1962a. Über die Verbreitung der Schreckreaktion bei Salmlern (Characidae) und Welsen (Siluroidea). *Naturwissenschaften* 49: 614.

PFEIFFER, W. 1962b. The fright reaction of fish. *Biological Reviews* 37: 495-511.

PFEIFFER, W. 1963a. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 47: 111-147.

PFEIFFER, W. 1963b. Alarm substances. *Experientia* 19: 113-123.

PFEIFFER, W. 1966. Die Schreckreaktion der Fische und Kaulquappen. *Naturwissenschaften* 22: 565-570.

PFEIFFER, W. 1967. Schreckreaktion und Schreckstoffzellen bei Ostariophysi und Gonorhynchiformes. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 56: 380-396.

PFEIFFER, W. 1970. Über die Schreckstoffzellen der Siluriformes. *Anatomischer Anzeiger* 126: 113-119.

PFEIFFER, W. 1974. Pheromones in fish and amphibia (pp. 269-296). *In*: Birch, M. C. (ed.). Pheromones. *North-Holland Publishing Company, Amsterdam*, XXI + 495 pp.

PFEIFFER, W. 1977. The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia* 1977: 653-665.

PFEIFFER, W. 1982. Chemical signals in communication (pp. 307-326). *In*: Hara, T. J. (ed.). Chemoreception in fishes. *Elsevier, Amsterdam*, X + 433 pp.

PFEIFFER, W., DENOIX, M., WEHR, R., GNASS, D., ZACHERT, I. & BREISCH, M. 1986. Videotechnische Verhaltensanalyse der Schreckreaktion von Ostariophysen (Pisces) und die Bedeutung des „Mauthner-Reflexes". *Zoologische Jahrbücher; Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 90: 115-165.

PFEIFFER, W. & EISENBERG, J. F. 1965. Die Lauterzeugung der Dornwelse (Doradidae) und der Fiederbartwelse (Mochokidae). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 54: 669-679.

PINNA DE, M. C. C., 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): Historical overview and synthesis of hypotheses (pp. 279-330). *In*: Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & Lucena, C. A. S. (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. *EDIPUCRS, Porto Alegre*, X + 603 pp.

POGGENDORF, D. 1952. Die absoluten Hörschwellen des Zwergwelses (*Amiurus nebulosus*) und Beiträge zur Physik des Weberschen Apparates der Ostariophysen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 34: 222-257.

POPPER, A. N. & FAY, R. R. 1973. Sound detection and processing by teleost fishes: a critical review. *Journal of the Acoustical Society of America* 53: 1515-1529.

POPPER, A. N. & FAY, R. R. 1993. Sound detection and processing by fish: critical review and major research questions. *Brain, Behavior and Evolution* 41: 14-38.

POPPER, A. N. & TAVOLGA, W. N. 1981. Structure and function of the ear in the marine catfish, *Arius felis. Journal of Comparative Physiology* 144: 27-34.

PRUZSINSZKY, I. & LADICH, F. 1998. Sound production and reproductive behaviour of the armoured catfish *Corydoras paleatus* (Callichthyidae). *Environmental Biology of Fishes* 53: 183-191.

RAY, J. 1675. A letter.....about the swiming bladders in fishes. *Philosophical Transactions, London* 10: 349-351.

REGAN, C. T. 1911. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. - 2. Siluroidea. *Annals and Magazine of Natural History* 8: 553-577.

REISSNER, E. 1859. Über die Schwimmblase und den Gehörapparat einiger Siluroiden. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin* 1859: 421-438.

RIEHL, R. & BAENSCH, H. A. 1983. Aquarienatlas. Bd. 1. *Mergus Verlag, Melle*, 992 pp.

RIGLEY, L. & MUIR, J. 1979. The role of sound production by the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus. Proceedings of the Pennsylvania Academy of Science* 53: 132-134.

ROBERTS, T. R. 1973. Interrelationships of ostariophysans (pp. 373-395). *In*: Greenwood, P. H., Miles, R. S. & Patterson, C. (eds.). Interrelationships of fishes. *Academic Press, London*, XVI + 536 pp.

ROSEN, D. E. & GREENWOOD, P. H. 1970. Origin of the Weberian Apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *American Museum Novitates* 2428: 1-25.

SAGEMEHL, M. 1885. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. *Morphologisches Jahrbuch* 10: 1-119.

SCHACHNER, G. 1977. Mechanismen und biologische Bedeutung der Schallerzeugung und - wahrnehmung beim südamerikanischen Antennenwels (*Pimelodus* sp., Pimelodidae). *Dissertation, Wien*, 103 pp.

SCHACHNER, G. & SCHALLER, F. 1982. Schallerzeugung und Schallreaktionen beim Antennenwels (Mandim) *Rhamdia sebae sebae. Zoologische Beiträge* 27: 375-391.

SCHAEFER, S. A. 1984. Mechanical strength of the pectoral spine / girdle complex in *Pterygoplichthys* (Loricariidae: Siluroidei). *Copeia* 1984: 1005-1008.

SCHAEFER, S. A. 1987. Osteology of *Hypostomus plecostomus* (L.), with a phylogenetic analysis of the Loricariid subfamilies (Pisces: Siluroidei). *Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County* 394: 1-31.

SCHELLART, A. M. & WUBBELS, R. J. 1998. The auditory and mechanosensory lateral line system, pp. 283-312. In: Evans, D. H. (ed.). The physiology of fishes. *CRC Press, New York*, 519 pp.

SCHNEIDER, H. 1961. Neuere Ergebnisse der Lautforschung bei Fischen. *Naturwissenschaften* 48: 513-518.

SCHNEIDER, H. 1967. Morphology and physiology of sound-producing mechanisms in teleost-fishes. *Marine Bio-Acoustics* 2: 135-158.

SCHUTZ, F. 1956. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 38: 84-135.

SMITH, R. J. F. 1973. Testosterone eliminates alarm substance in male fathead minnows. *Canadian Journal of Zoology* 51: 875-876.

SMITH, R. J. F. 1976a. Seasonal loss of alarm substance cells in North American cyprinoid fishes and ist relation to abrasive behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 54: 1172-1182.

SMITH, R. J. F. 1976b. Male fathead minnows (*Pimephales promelas* Rafinesque) retain their fright reaction to alarm substance during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology* 54: 2230-2231.

SMITH, R. J. F. 1977. Chemical communication as adaptation: alarm substance in fish (pp. 303-320). *In*: Müller-Schwarze, D. & Mozell, M. M. (eds.). Chemical signals in vertebrates. *Plenum Press, New York*, X + 609 pp.

SMITH, R. J. F. 1982. The adaptive significance of the alarm substance - fright reaction system (pp. 327-342). *In*: Hara, T. J. (ed.). Chemoreception in fishes. *Elsevier, Amsterdam*, X + 433 pp.

SMITH, R. J. F. 1986. Reduced alarm substance cell counts in male and androgen-treated zebra danios (*Brachydanio rerio*). *Canadian Journal of Zoology* 64: 551-553.

SMITH, R. J. F. 1992. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2: 33-63.

SÖRENSEN, W. 1884. Om Lydorganer hos Fiske. En physiologisk og comparativ-anatomisk undersögelse. *V. Thaning & Appels Boghandel, Copenhagen*, 245 pp.

SÖRENSEN, W. 1895. Are the extrinsic muscles of the air-bladder in some Siluroidae and the „elastic-spring" apparatus of others subordinate to the voluntary production of sounds? What is, according to our present knowledge, the function of the Weberian ossicles? A contribution to the biology of fishes. *Journal of Anatomy and Physiology* 29: 109-139, 205-229, 399-423, 518-552.

SÖRENSEN, W. 1898. Some remarks on Dr. Thilo's memoir on „Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische". *Morphologisches Jahrbuch* 25: 170-189.

SOLOMON, D. J. 1977. A review of chemical communication in freshwater fish. *Journal of Fish Biology* 11: 363-376.

STABELL, O. B. 1996. Alarm signals as primer pheromones in fishes (pp. 39-46). *In*: Canário, A. V. M. & Power, D. M. (compilers). Fish Pheromones. *Proceedings of a Workshop at University of Algarve, Faro, Portugal*, 22-24 May 1995.

STERBA, G. 1956. Süßwasserfische aus aller Welt. *Verlag Zimmer und Herzog, Berchtesgaden*, 638 pp.

STERBA, G. 1990. Süßwasserfische der Welt. *Urania-Verlag, Leipzig*, 915 pp.

STEWART, D. J. 1986. Revision of *Pimelodina* and description of a new genus and species from the Peruvian Amazon (Pisces: Pimelodidae). *Copeia* 1986: 653-672.

TAVOLGA, W. N. 1960. Sound production and underwater communication in fishes (pp. 93-136). *In*: Lanyon, W. E. & Tavolga, W. N. (eds.). Animal sounds and communication. *American Institute of Biological Sciences*, XIII + 443 pp.

TAVOLGA, W. N. 1962. Mechanisms of sound production in the Ariid catfishes *Galeichthys* and *Bagre*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 124: 1-30.

TAVOLGA, W. N. 1971a. Sound production and detection (pp. 135-205). *In*: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (eds.). Fish Physiology, vol. 5. *Academic Press, New York*, XVI + 600 pp.

TAVOLGA, W. N. 1971b. Acoustic orientation in the sea catfish *Galeichthys felis*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 188: 80-97.

TAVOLGA, W. N. 1976. Acoustic obstacle detection in the sea catfish (*Arius felis*) (pp. 185-204). *In*: Schuijf, A. & Hawkins, A. D. (eds.). Sound reception in fish. *Elsevier, Amsterdam*, VIII + 287 pp.

TAVOLGA, W. N. 1977. Sound production and detection (pp. 3-53). *In*: Tavolga, W. N. (ed.). Sound production in fishes. *Benchmark Papers in Animal Behavior, vol. 9; Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg*, XIII + 363 pp.

TENNENT, J. E. 1859. Ceylon: an account of the island, physical, historical, and topographical with notices of its natural history, antiquities and productions (p. 470). Longman, Green, Longman & Roberts *London*, 2nd edition, Vol. 2.

TEUGELS, G. G. 1996. Taxonomy, phylogeny and biogeography of catfishes (Ostariophysi, Siluroidei): an overview. *Aquatic living resources*, vol. 9, Hors série: 9-34.

TYACK, P. L. 1998. Acoustic communication under the sea (pp. 163-220). *In*: Hopp, S. L, Owren, M. J. & Evans, C. S. (eds.). Animal acoustic communication. *Springer, Heidelberg*, XIX + 421 pp.

URICK, R. J. 1983. Principles of underwater sound. *McGraw-Hill, New York*, XIII + 423 pp.

VILLWOCK, W. 1960. Zur Lauterzeugung bei Knochenfischen, unter besonderer Berücksichtigung von *Acanthodoras spinosissimus*. *Deutsche Aquarien und Terrarien Zeitschrift* 13: 237-240.

WEBER, E. H. 1820. De aure et auditu hominis et animalium. I. De aure animalium aquatilium. *Lipsiae*, 134 pp.

WEISS, B. A., STROTHER, W. F. & HARTIG, G. M. 1969. Auditory sensitivity in the bullhead catfish (*Ictalurus nebulosus*). *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the U.S.A.* 64: 552-556.

WINN, H. E. 1964. The biological significance of fish sounds (pp. 213-231). *In*: Tavolga, W.N. (ed.). Marine bio-acoustics. *Pergamon Press, Oxford*, XII + 413 pp.

WRIGHT, R. R. 1884. The relationship between the air-bladder and auditory organ in *Amiurus*. *Zoologischer Anzeiger* 7: 248-252.

ZELICK, R., MANN, D. A. & POPPER, A. N. 1999. Acoustic communication in fishes and frogs (pp.363-411). *In*: Fay, R. R. & Popper, A. N. (eds.). Comparative hearing: fish and amphibians. *Springer, New York*, XVIII + 438 pp.